STUDIEN

ÜBER

DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER UMBELLIFEREN

VON

ARTUR HÅKANSSON

MIT 18 TEXTFIGUREN UND 1 TAFEL

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

1923

STUDIEN

ÜBER

DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER UMBELLIFEREN

AKADEMISCHE ABHANDLUNG,

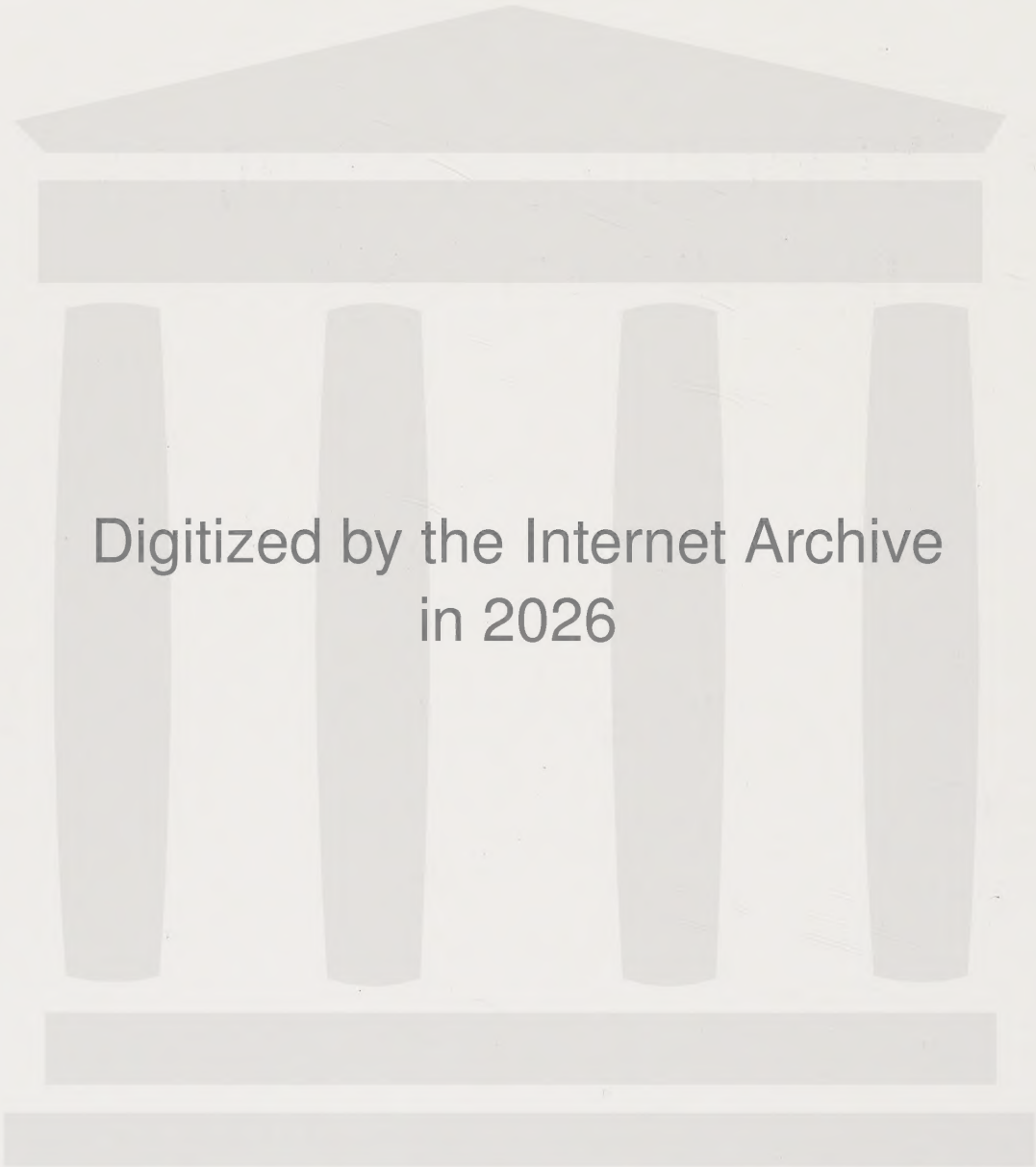
WIRD MIT GENEHMIGUNG DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT ZU LUND ZUR ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE DEN 26. MAI 1923 UM 10 UHR V. M. IM HÖRSAAL DES BOTANISCHEN INSTITUTS ZU ÖFFENTLICHER VERTEIDIGUNG VORGELEGT

VON

ARTUR HÅKANSSON

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

LUND 1923
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI


Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553402_0058

LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. N. F. Avd. 2. Bd 18. Nr 7.
KUNGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS HANDLINGAR. N. F. Bd 33. Nr 7.

STUDIEN

ÜBER

DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER UMBELLIFEREN

VON

ARTUR HÅKANSSON

MIT 18 TEXTFIGUREN UND 1 TAFEL

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

LUND
C. W. K. GLEERUP

LEIPZIG
OTTO HARRASSOWITZ

Der K. Physiographischen Gesellschaft am 14. Februar 1923 vorgelegt.

LUND 1923
HÅKAN OHLSSONS BUCHDRUCKEREI

Einleitung.

Trotz der umfangreichen Literatur, die bereits über die Embryosack- und Pollenentwicklung der Angiospermen vorhanden ist, ist über die der Umbelliferen nur wenig bekannt. Ich begann daher eine Untersuchung einer Anzahl von Vertretern dieser Familie. Da sich zeigte, dass sich bei den verschiedenen Gattungen Unterschiede in der Zahl der Embryosackmutterzellen, dem Verhalten der Makrosporen, dem Aussehen der Samenanlagen usw. vorfanden, wurden in das Untersuchsmaterial viel mehr Arten mitaufgenommen, als von Anfang an beabsichtigt war, und zwar deshalb, weil es schien, als ob man aus diesen Verschiedenheiten Charaktere ableiten könnte, um gewisse Gruppen von Gattungen abzugrenzen, die schon seit langem aufgestellt sind. Schliesslich wurde auch ein Vergleich zwischen der Samenentwicklung bei den Umbelliferen und bei gewissen anderen Familien angestellt, um zu sehen, ob sich daraus für die Stellung der Umbelliferen im System irgendwelche Schlüsse ziehen lassen. Selbst untersuchte ich dabei — doch vorläufig nur unvollkommen — einige Cornaceen. Meine Laboratoriumsarbeiten waren abgeschlossen, als Juricas Abhandlung erschien (1922).

Derjenige Teil der Entwicklungsgeschichte der Umbellatenblüte, welcher die Reihenfolge der Anlegung der verschiedenen Blütenteile und die Bildung des unterständigen Ovariums umfasst, ist häufig untersucht worden (Jochmann 1855, Payer 1853, Goebel 1884, Cammerloher 1910). Das letztgenannte bildet sich nach diesen und anderen Forschern aus zwei anfangs halbmondförmigen Karpiden, deren Seitenteile nach der Mitte der Blüte hinwachsen, wo sie zusammenstossen, während sich gleichzeitig vor jedem Karpide eine Vertiefung bildet. Die zusammengewachsenen Seitenteile der Karpiden bilden hierdurch die Scheidewand des Ovariums, und in jedem seiner Fächer werden zwei Samenanlagen angelegt, deren eine aufwärtswächst und abortiert (Jochmann 1855 u. a.), während die andere abwärtswächst, hängend und epitrop wird und ein dickes Integument erhält. Die abortierenden Samenanlagen hat Cammerloher (1910) bei einer grossen Zahl von Umbellaten gefunden und nach ihm sind sie bei allen vorhanden. Er macht einige Angaben über ihre Stellung und ihr Aussehen. Familler (1896) hatte schon vorher etwas über ihren Bau und ihre mutmassliche Funktion mitgeteilt. Der Bau des Ovariums und besonders der Gefässstrangverlauf in diesem ist von Martel (1905, a und b) bei einer

Reihe von Arten untersucht worden. Die Karpiden haben je fünf Dorsalstränge und einen gemeinsamen Kommissuralstrang, der oben in zwei Teile gespalten ist und der sich aus vier »fascetti placentali» gebildet hat. Von letzteren gehen nur zwei in den Funikulus zu den normalen Samenanlagen weiter, die anderen Samenanlagen sind, wie gesagt, abortiert. »Le pistil . . . représente morphologiquement deux verticilles de cinq phyllomes chacun» (1905, a, S. 85). »Il gineceo . . . ha teoricamente il significato de due verticilli completi» (1905, b, S. 280). Martel nimmt offenbar an, das Gynöceum werde bei den Umbellaten aus zehn Karpiden gebildet. Cammerloher (1910, S. 291) gibt unrichtigerweise an, dass Martel das Vorhandensein von vier Karpiden annimmt. Unbegreiflich ist Martels Behauptung, die Samenanlagen nähmen ihren Ursprung vom Stylopodium (s. Fig. 1 f_{I}—f_{III} in dieser Abhandlung: die Samenanlagen werden offensichtlich zuerst am Boden des Ovariums angelegt, werden aber dann aufwärts weitergeführt). Die hängenden Samenanlagen haben einen kleinen Nuzellus (Tanfani 1891), der vom Embryosack vor der Befruchtung zerstört wird (Tanfani 1891, Kayser 1891 und 1893, Bochmann 1901). Van Tieghem sah dasselbe bei einigen Umbellaten (1898), die also nach ihm durch tenuinuzellate unitegme Samenanlagen ausgezeichnet sind. Schon Jochmann (l. c., S. 22) sagt von der Samenanlage zur Zeit der Befruchtung: »Hoc tempore ovuli nucleus totus resorptus et sacculo embryonali repletus esse solet». Coulter und Chamberlain (1903) konstatierten bei *Sium* die Abwesenheit einer Deckzelle im Nuzellus und das Vorkommen einer EMZ[1], die direkt in gleicher Weise wie bei *Lilium* in einen Embryosack überging. Auch ein paar Einzelheiten über den Bau des fertigen Embryosacks — er war achtkernig — werden erwähnt. Peterssen (1914) sagt einiges über den Embryosack bei *Anthriscus silvestris*. Hofmeister (1858) sah die Entstehung einer Anzahl freier Endospermkerne nach der Befruchtung bei *Heracleum* und konstatierte, dass die Eizelle sich erst teilt, wenn die Endospermbildung weit fortgeschritten ist. Einen Pollenschlauch beim Übergang vom Funikulus zum Mikropylenkanal bei *Heracleum sphondylium* hat schon Jochmann abgebildet.

Die Entwicklung nach der Befruchtung ist besser untersucht worden. Die Endospermbildung bei *Archangelica officinalis* wurde eingehend von Hegelmaier (1885) geschildert, und seiner Ansicht nach dürfte sie ebenso wie dort auch bei den übrigen Umbellaten erfolgen. Es bildet sich eine grosse Zahl von freien Endospermkernen, um die herum Zellbildung erfolgt, nachdem sie sich in einem Lager in dem an der Wand des Embryosacks befindlichen Plasma gesammelt haben. Die Entwicklung erfolgte stets schneller auf der Plazentaseite des Embryosacks. Nach der Bildung einiger Zellschichten verlängern sich die innersten Zellen so sehr, dass sie den ganzen Embryosack mit Endospermgewebe anfüllen. In ähnlicher Weise hat Tanfani (l. c.), jedoch nur ganz kurzgefasst, die Endospermbildung bei ein paar anderen Umbellaten geschildert. Hegelmaier (1878) hat auch die Embryoentwick-

[1] EMZ = Embryosackmutterzelle.

lung bei *Petroselinum sativum*, *Bunium bulbocastanum* und *Erigena bulbosa* beschrieben. Sie ist ziemlich unregelmässig. Zuerst bildet sich ein »Vorkeim» aus, in dessen Zellen oft ausser transversalen auch schräge, und zuweilen sogar longitudinale Wände angelegt werden. Nachdem er eine Länge von 10 bis 15 Zellen erreicht hat, wird von den 3 oder 4 am apikalen Ende befindlichen Zellen der eigentliche Embryo, der »Keim», angelegt. Der Embryo ist dann gewöhnlich mehr oder weniger gebogen, oft »fast wurmförmig gekrümmt». Die Teilungen, die eine Zeitlang erfolgen, ohne dass man einen deutlichen Plan erkennt, werden später regelmässiger, sodass alle Unregelmässigkeiten in der Form des Embryos ausgeglichen werden. Bei *Bunium bulbocastanum*, das monokotyl ist, entwickelte sich nur das eine Keimblatt, während das andere rudimentär blieb. Géneau de Lamarlière (1893) kommt jedoch beim Studium von Keimpflanzen zu der Überzeugung, dass das einzige Keimblatt bei *Bunium* vielmehr dadurch entstanden ist, dass die zwei normal ausgebildeten an ihren benachbarten Rändern miteinander verschmolzen. Während Domin (1908 b) Hegelmaiers Schilderung für wahrscheinlich hielt, war Sargant (1904) für die andere Deutung. Diese Frage ist also unentschieden (siehe auch Suessenguht 1921). Das Material, das ich von *Bunium* fixiert habe, enthielt leider nur degenerierte Samenanlagen. Eine kurze Angabe über den Embryo findet sich auch bei Tanfani (1891). Schliesslich beschrieb Mez (1888) Lage und Aussehen der fertigen Embryonen bei einer grossen Zahl von Umbelliferen.

Während der Entwicklung des Endosperms wird das Integument resorbiert, nur seine äusserste Zellschicht bleibt erhalten und bildet die Samenschale (Kayser 1891 und 1893, Tanfani 1891). Auf der Rapheseite des Samens ist bei vielen Gattungen mehr Gewebe übrig. Van Wisselingh (1918) hat in einer Abhandlung, die hier nicht gesehen worden ist, auch die Samenschale der Umbelliferen behandelt. Im übrigen finden sich in der pflanzenanatomischen und pharmakologischen Literatur zahlreiche Untersuchungen über die Fruchtentwicklung, das fertige Endosperm usw. in verschiedenen Umbellaten (siehe Tanfani 1888 und 1891, Moeller 1892, Bartsch 1882, Bochmann 1901, Voda 1912, Styger 1919 u. v. a.). Juricas Untersuchung bezieht sich hauptsächlich auf *Eryngium yuccifolium* und in geringerem Masse auch auf ein paar andere Arten. Seine Darstellung ist kurz, aber sie ist von einer Anzahl Abbildungen begleitet. Das wichtigste ist, dass aus der EMZ vier Makrosporen entstehen, deren innerste einen normalen Embryosack bildet. Der Nuzellus bestand aus einer Zellschicht »surrounding the megaspore». Es sind auch einige jüngere Embryonen abgebildet, und die Verwandschaftsverhältnisse der Familie werden diskutiert.

Das hier untersuchte Material entstammte teils in der Natur wildwachsenden Pflanzen, teils war es dem hiesigen Botanischen Garten und Gewächshäusern entnommen. Ausserdem habe ich fixiertes Material von Herrn Privatdozenten Dr. E. Asplund, Upsala, und Herrn Lektor Dr. G. Böös, Gothenburg, erhalten, wofür ich hierdurch meinen besten Dank ausspreche. Mikrotomtechnik kam bei der Arbeit

fast ausschliesslich zur Verwendung. Als Fixiermittel diente meist Zenkers Lösung (10 gr $HgCl_2$, 5 gr $K_2Cr_2O_7$, 2 gr Na_2SO_4, 10 ccm Eisessig, 200 ccm destilliertes Wasser). Seltener verwendet wurden Carnoys Alkoholeisessig, Flemmings stärkere Lösung und Bouins Flüssigkeit (gesättigte Pikrinsäurelösung 15 Teile, käufliches Formol 5 Teile, Eisessig 1 Teil). Die Färbung der Präparate erfolgte mittels Heidenhains Eisenhämatoxylin, wobei nachgefärbt zu werden pflegte, und zwar gewöhnlich mit Lichtgrün, manchmal mit Saffranin oder Kongorot. Beim Studium von jüngst befruchteten Embryosäcken wurde zuweilen Flemmings Dreifärbung verwendet.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. S. Murbeck, für alle Hilfe, alles Wohlwollen und alles Interesse zu danken. Auch Herrn Professor Dr. H. Kylin, der in mannigfacher Weise meine Arbeit zu erleichtern sich bemüht hat, möchte ich meinen besten Dank aussprechen.

Lund, Botanisches Institut, Februar 1923.

Die Entwicklung der Staubblätter.

Die Staubblätter der Umbelliferen werden in der Regel sehr früh, oft vor den übrigen Teilen der Blüte, angelegt (Jochmann 1855, Sieler 1870, Glück 1919); bei *Eryngium* werden sie jedoch nach Jurica (1922) erst nach den Kelch- und Blumenblättern angelegt, was freilich schon lange vorher von Schumann (1890, S. 378) beobachtet worden war.

Die Entwicklung der Staubblätter erfolgte in sehr ähnlicher Weise innerhalb der Familie. Bei *Conium* z. B. war in jeder der vier Ausbuchtungen der jungen Anthere hypodermal eine Platte aus plasmareichen Archesporzellen vorhanden. Diese teilten sich alle periklin, und in der äusseren, so entstandenen Zellschicht fand eine neue perikline Teilung statt. In der hierbei gebildeten äusseren Zellschicht traten dann nur antikline Teilungen ein, und sie bildete sich später als Endothecium aus. Die Zellen der inneren Schicht unterlagen dagegen einer weiteren periklinen Teilung, wodurch die Tapetenzellen nach innen abgesondert wurden, die also hier ihren Ursprung nicht direkt von den Archesporzellen nehmen. Auf der nach dem Inneren der Anthere gewandten Seite des Archespors werden die angrenzenden sterilen Zellen und ihre Kerne grösser als die anderen. Diese Zellen vervollständigen, eventuell nachdem sie sich geteilt haben, das Tapetum rund um das Archespor, das sich inzwischen vergrössert hat. Bei der Teilung der Pollenmutterzellen sind die Zellen der unmittelbar ausserhalb des Tapetums liegenden Schicht bereits zu sehr dünnen Scheiben zusammengedrückt, die bald verschwinden. Die Tapetenzellen sind dagegen gut entwickelt und enthalten einen bis vier oder noch mehr Kerne, die dann gewöhnlich chromatinreich sind. Zahlreiche Kernverschmelzungen wurden in den Tapetenzellen beobachtet. Bei *Astrantia* und vor allem bei *Eryngium* hatten die Tapetenzellen eine bedeutende Grösse. Auch bei anderen konnte eine oder die andere Tapetenzelle gross werden, besonders wenn sie aus irgendeinem Grunde in das Pollenfach zwischen die Pollenmutterzellen zu liegen kam. Der Inhalt der Tapetenzellen wird entleert, ohne dass sich ein Periplasmodium bildet, was für *Anthriscus silvestris* von Juel (1915, Seite 350) gezeigt worden ist. Voda (1912, S. 34) sagt von *Ferula Narthex*: »Die jugendliche Antherenwand besteht aus drei Zellagen», nämlich den »Epidermiszellen», der werdenden »Faserschicht» und schliesslich der »Tapetenschicht». Die dritte Wandschicht ist jedoch sicher seiner Aufmerksamkeit entgangen.

Überall wo geeignete Entwicklungsstufen gesehen werden konnten, zeigte der Kern der Pollenmutterzellen die für die allotypen Kernteilungen typischen Stadien. Eine Chromosomenreduktion kommt zweifellos vor, aber eine sichere Bestimmung der Chromosomenzahl konnte nicht gemacht werden. Dies scheint bei den Umbelliferen mit Schwierigkeiten verbunden zu sein. Peterssen (1914) hat allerdings 7 oder 8 Gemini im Diakinesestadium bei *Anthriscus silvestris* gezählt, Winge (1917) 8 solche bei dieser Pflanze, während nach ihm bei *Aegopodium podagraria* etwa 20 vorhanden sein sollen. Während der Kernteilungen nimmt die Wand der Pollenmutterzelle mehr oder minder an Dicke zu; einige Zeit nachdem die Kernteilungen abgeschlossen sind, kann man deutlich sehen, wie die Wand an einigen Stellen ein Stück weit in das Zytoplasma der Pollenmutterzelle hineingewachsen ist (Fig. 2 *a*). Sie ist nämlich in den Präparaten deutlich durch Lichtgrün gefärbt. Schwerer zu entscheiden ist, ob die sehr dünnen inneren Teile der neugebildeten Wände zwischen den vier neu entstandenen Pollenzellen ebenfalls durch weiteres Hineinwachsen der Pollenmutterzellwand gebildet worden sind, sodass hier bei den Umbellaten — bei vielen Gattungen wurden völlig ähnliche Bilder beobachtet, der Typus der Pollenzellbildung ist also wahrscheinlich in der ganzen Familie gleichartig — das Zytoplasma der Pollenmutterzelle sich durch »furrowing» und nicht durch Zellplatten teilt. Ich möchte das für wahrscheinlich halten, da unter den Polfäden zwischen den Kernen keine Zellplatten beobachtet wurden und die Scheidewände stets deutlich von Lichtgrün gefärbt wurden. Und dass der hineinwachsende Teil der Wand sehr dünn sein, ja sogar einer Zellplatte gleichen kann, hat Farr (1922 bei *Nelumbo*) gezeigt. »Furrowing» ist eingehend von Farr (1916) bei *Nicotiana* und anderen Dikotylen, von Gates und Rees (1921) bei *Lactuca* beschrieben worden und ist nunmehr bei verschiedenen Angiospermen bekannt (siehe Farr 1922 und auch Tischler 1921—1922).

Die Pollenkörner sind anfangs isodiametrisch, wachsen aber dann bei den meisten Umbellaten zu einer ellipsoidischen Form aus. Bei *Didiscus pilosus* und *Myrrhis odorata* waren sie von bedeutender Grösse. Ihre Form und Grösse variierte übrigens bei den verschiedenen Gattungen. Bei *Hydrocotyle* blieben sie isodiametrisch. Stärke wurde in ihnen beobachtet. In späteren Stadien erschwert die dicke Wand die Beobachtungen, und sie ist ausserdem Schuld daran, dass der Inhalt der Pollenkörner sehr schlecht zu fixieren war. Der generative Kern ist klein und liegt anfangs am einen Ende des Pollenkorns (Fig. 2 *b*). Mit voller Deutlichkeit wurden Spermakerne in den Pollenkörnern nicht beobachtet. Strassburger (1884, S. 29) konstatierte jedoch bei *Archangelica officinalis* und anderen, indem er den Inhalt des Pollenkorns auspresste, in diesem einesteils zwei sehr kleine Spermakerne, die durch Jodgrün-Eisessig stark färbbar waren, und ausserdem einen beträchtlich grösseren an Inhalt armen Schlauchkern.

Samenentwicklung.

Im folgenden sind die verschiedenen Gattungen nach Drude (1897) in Gruppen geordnet. Kleinere Änderungen in der Reihenfolge der verschiedenen Gattungen in einer und derselben Gruppe wurden an einigen Stellen vorgenommen.

Hydrocotyleae—Hydrocotylinae.

Hydrocotyle. Von dieser Gattung wurden 3 Arten untersucht. Wildwachsende *Hydrocotyle vulgaris* L. lieferte das meiste Untersuchungsmaterial, doch ausserdem habe ich Fixierungen von *H. umbellata* L. erhalten sowie von einer Art mit der Benennung *H. von Argentinien*. Den richtigen Namen dieser letzten Art kenne ich nicht, vermutlich ist sie südamerikanisch.

Erst einige Zeit nachdem die Staubblätter und Blumenblätter angelegt sind, erscheinen die beiden Karpiden, zwischen denen eine seichte Vertiefung im Blütenboden sichtbar wird. Von ihrem Boden aus wächst sogleich, noch ehe die Karpiden in die Höhe wachsen, die Scheidewand im Ovarium empor (Fig. 1 *a*). Diese ist dick, und der Platz in jedem der Merikarpe ist sehr gering, sodass er vollständig von den Ovularhöckern ausgefüllt wird, die bald auf beiden Seiten der Scheidewand sichtbar werden (Fig. 1 *b*). Vielleicht ist Raummangel die Ursache dafür, dass sich nur zwei Samenanlagen bilden, während bei anderen Umbelliferen immer deren vier angelegt werden. Die freie obere Fläche der Scheidewand wächst nicht mit dem Dach des Ovariums zusammen, sondern selbst in älteren Blüten besteht offene Verbindung zwischen dem Innern der Merikarpe und dem zwischen den Griffeln liegenden Teile der Blüte (Fig. 1 *c* und *d*). Zweifellos bildet sich die Scheidewand bei *Hydrocotyle* auf dieselbe Weise wie bei den übrigen Umbelliferen aus den eingewachsenen Seitenteilen der Fruchtblätter.

Die jüngsten beobachteten Samenanlagen waren aus plasmareichen Zellen aufgebaut, und zwei bis drei der hypodermalen waren gross und hatten bedeutende Kerne. Jedoch wurde nur eine einzige als EMZ ausgebildet, indem sie sich bedeutend vergrösserte und ihr Kern in die Prophase der heterotypen Kernteilung eintrat. Bei *Hydrocotyle* ist demnach ein einzelliges Archespor in der Samenanlage vorhanden. Bei den Umbelliferen, insbesondere bei denen mit zahlreichen EMZ, kann man oft

eine Zelle erst dann als Archesporzelle unterscheiden, wenn ihr Kern in Synapsis ist Die junge Samenanlage ist kurz und dick, ihre Achse ist beim Auswachsen horizontal gerichtet. Das Integument wird angelegt, indem die Epidermiszellen nach vorausgegangener Vergrösserung eine perikline Teilung längs einer ringförmigen Zone erleiden, aber ausserdem erfolgen auch Teilungen in den subepidermalen Zellen. Der basale Teil des Ovularhöckers erscheint nach einer Längsstreckung als Funikulus, und während die Insertionsstelle der Samenanlage infolge des Wachstums des Ovariums höher hinauf verlegt wird, erfolgt gleichzeitig die Umbiegung der Samenanlage.

Während das Integument auswächst, unterliegt der Nuzellus einer Streckung Nach deren Abschluss nimmt die EMZ, die in ihrem oberen Teile breiter ist, den

Fig. 1. *a* u. *b* *Hydrocotyle vulgaris.* Junge Blütenknospen. × 80. *c* *H. umbellata.* Ovarium, wenn die Samenanlagen Makrosporen enthalten. × 80. *d* *H. vulgaris.* Oberer Teil des Merikarps zur Zeit der Befruchtung. × 80. *e* *H. von Argentinien.* Oberer Teil einer jungen Frucht, eine Samenanlage ausserhalb des Ovariums. × 45. f_I—f_{III} *Didiscus coeruleus.* Drei Schnitte durch eine junge Blütenknospe. × 65. *g* *D. coeruleus.* Samenanlage zur Zeit der Befruchtung. × 45.

grössten Teil des Nuzellus ein (Fig. 2 *c*). Sterile Zellen sind immer zwischen dem unteren Teil der EMZ und der Epidermis eingeschoben. Ebenso wie bei allen anderen untersuchten Umbelliferen ist die Archesporzelle direkt, d. h. ohne Abscheidung einer Deckzelle, in eine EMZ übergegangen. Bei deren Teilung bilden sich wie bei fast allen anderen untersuchten Gattungen vier durch Zellwände von einander getrennte Makrosporen. Anfangs sind sie alle ungefähr gleich gross, aber gewöhnlich degenerieren die beiden obersten bald und danach die dritte, während die chalazale dagegen an Länge und Breite zunimmt und ihr Kern sich ebenfalls vergrössert. Zu diesem Zeitpunkt sind die Epidermiszellen an der Spitze des Nuzellus grösser geworden, und das Integument hat einen sehr engen Mikropylenkanal gebildet.

Bei dem einkernigen Embryosack liegt der Kern unterhalb der Mitte der Zelle, während an deren Peripherie Vakuolen auftreten, die wachsen und zusammenfliessen. Die um den Embryosack herum liegenden Zellen degenerieren, und nachdem jener zweikernig geworden ist, degenerieren auch die Epidermiszellen des Nuzellus. Einige Zeit später verschwinden auch die Zellen an der Spitze des Nuzellus. Der vierkernige Embryosack, dessen beide unteren Kerne in ungefähr gleicher Höhe ein wenig oberhalb des unteren Endes liegen, wächst erheblich im selben Masse, wie sich der von dem Integument gebildete Raum erweitert. Er grenzt, wenn er älter ist, ausser in seinem alleruntersten Teile rings herum an das Integument. Die Samenanlagen sind also tenuinuzellat (leptosporangiat). Nach den letzten Kernteilungen liegen die vier Kerne in den betreffenden Enden des Embryosacks dicht beieinander.

Das Zellager des Integumentes, das den kleinen Embryosack zunächst umgibt und das bei den Umbelliferen mehr oder weniger deutlich als eine Mantelschicht (bezüglich dieser Terminologie siehe Asplund 1920) ausgebildet ist, hat bei *Hydrocotyle* nur in geringem Mass die Eigenschaften, die ein solches auszuzeichnen pflegen. Die Zellen sind nicht plasmareich und sind nicht radial verlängert, sondern haben vielmehr ihre grösste Ausdehnung in tangentialer Richtung, was darauf hindeutet, dass Teilungen selten vorkommen (Fig. 2 *d*). In älteren Embryosäcken zur Zeit unmittelbar vor der Befruchtung ist dagegen die Mantelschicht deutlicher. Die Zellen sind da wesentlich grösser als die aussen liegenden Integumentzellen und buchten sich oft mehr oder minder in den Embryosack hinein. Sie sind da nach wie vor arm an Zytoplasma, aber ihr Kern ist deutlich und ziemlich gross. Es kommt zuweilen vor, besonders bei *H. von Argentinien*, dass die dünnen Radialwände in einer Anzahl aneinandergrenzender Mantelschichtzellen sich von der Innenwand loslösen, wodurch sich die zusammenhängenden Aussenwände weit in den Embryosack hineinbuchten und die Zellkerne ebenfalls in demselben liegen. Ob dies bei der Fixierung oder Weiterbehandlung des fixierten Materials eingetroffen und also ein Artefakt ist, oder ob es im Leben geschehen war, liess sich nicht entscheiden.

In der Chalazaregion des Embryosacks bleiben immer einige Nuzelluszellen zurück. Wenn der Embryosack neu gebildet ist, kann eine oder die andere zusammengepresste Nuzelluszelle noch bei dessen Mitte persistieren, sie verschwindet aber bald. Die drei Antipoden können oft nur dann deutlich unterschieden werden, wenn der Embryosack jung ist. Sie sind wie bei vielen anderen Umbelliferen in einem Dreieck angeordnet (Fig. 2 *d*). Der chalazale ist am grössten, langgestreckt und aus dem in die Chalaza hinabragenden Teil des Embryosacks herausgeschnitten. Die beiden anderen sind isodiametrisch und liegen weiter oben in gleicher Höhe. Der Kern der Antipoden unterliegt keiner Teilung. Bei *Hydrocotyle* sind die Antipoden mehr ephemer als bei den meisten Umbellaten. Bereits recht lange vor der Anthese sind ihre Kerne stark chromophil, sodass sie in den Präparaten als kohlschwarze Klümpchen sichtbar werden, während dagegen ihr Zytoplasma verschwunden und ihre Grenzen undeutlich geworden sind. Einige Male waren die Antipoden bei

H. von Argentinien vergrössert, hatten eine am Ende belegene Vakuole, und ihr Zytoplasma war um den Kern herum versammelt. Auf gleiche Weise können die Antipoden bei verschiedenen anderen Pflanzen, wo sie normalerweise klein sind, in einem oder dem anderen Embryosack ungewöhnliche Grösse erreichen, z. B. bei *Schizocapsa plantaginea* (Håkansson 1921), *Lysimachia vulgaris* und *ephemerum* (Dahlgren 1916). Die Polkerne verschmelzen früh miteinander bei *Hydrocotyle.* Präparate, bei denen sie in Kontakt waren, wurden nicht angetroffen, während sie sonst innerhalb dieser Familie leicht zu erhalten sind. Vor der Anthese liegt der Zentralkern dicht am Eiapparat. Neu entstanden sind die Synergiden isodiametrisch und von Plasma erfüllt. Völlig ausgebildet bestehen sie aus einem oberen konischen, spitzen, mit Plasma gefüllten Teil, wo das Zytoplasma, wenn die Zellen alt sind, ziemlich chromophil und von faseriger Struktur ist, sowie aus einem unteren weiteren Teil mit einer grossen Vakuole. Ein Fadenapparat, der Zellulosereaktion gibt, ist nicht vorhanden. Die Eizelle ist breit und ein wenig unterhalb der Synergiden inseriert.

Bei *Hydrocotyle umbellata* degenerierten oft die Makrosporen, ohne dass der Embryosack sich entwickelte. Die Eizelle war hier in den untersuchten Präparaten ungewöhnlich klein und arm an Plasma. Ein anomaler Embryosack mit nur einem Polkern wurde angetroffen, bei dem der chalazale Antipode hypertrophiert war, während die beiden anderen normale Grösse besassen. Bei *H. von Argentinien* befand sich in einem Embryosack, dessen Eiapparat degeneriert war, ein Komplex von grossen Zellen. Vielleicht sind dies sterile Zellen, die von dem Integument herstammen und in den Embryosack hineingekommen und vergrössert worden sind. In einer jungen Frucht dieser Pflanze, deren einer Merikarp normal ausgebildet war und eine normale Samenanlage besass, war der andere Merikarp hingegen missgestaltet (Fig. 1 *e*). Der Griffel war hier abortiert, und statt dessen befand sich neben dem anderen Griffel eine Samenanlage von normalem Aussehen, die einen Embryosack enthielt, der jedoch degeneriert war. Es verhielt sich nicht so, dass die normale Samenanlage sich in die Blüte hinauf verschoben hatte, denn in dem entsprechenden Fruchtknotenfach war eine Samenanlage vorhanden, die allerdings ganz ohne Embryosack und steril war.

Die Epidermiszellen am Scheitel der Griffel sind in ihrem äusseren Teil als kleine Narbenpapillen ausgebildet, was sonst bei den Umbelliferen nicht der Fall zu sein pflegt. Im oberen Teil des Griffels sind die Zellen reich an Plasma und verlängert, aber weiter unten besteht das leitende Gewebe für den Pollenschlauch aus einem Strang von Zellen, der nur einen Teil des Griffelquerschnitts einnimmt und näher zu der Innenseite des Griffels liegt. Die Zellen sind sehr plasmareich und verlängern sich in dem basalen Teil der Griffel. Interzellularräume sind nicht vorhanden. Grosse Flächen des unteren Teiles des Stylopodiums sowie die obere Oberfläche der Scheidewand im Ovarium sind mit Zellen bedeckt, die palissadenartig gestreckt und reich an Plasma sind. Der kurze Funikulus, der schräg nach unten gerichtet ist, ist in seinem proximalen Teil mit ähnlichen Zellen bekleidet, die hier

jedoch länger sind und sich von einander isolieren, sodass sie wie kurze Härchen aussehen (Fig. 1 *d*). Oberhalb der Mikropyle ist die Funikulusepidermis am kräftigsten ausgebildet. Die Zellen sind zu Härchen, oft zweizelligen, ausgewachsen, und die untersten liegen quer über der Mikropyle. Direkt bei der Befruchtung wurden die Wände der Härchen dicker. Diese haarähnlichen Zellen sind mehr oder minder mit Stärke gefüllt (Fig. 2 *e*), die auch in den unter der Epidermis liegenden Zellschichten vorhanden ist, wie übrigens auch an vielen anderen Stellen des Ovariums. Nach der Befruchtung kann man beobachten, wie die Stärke nach und nach von den Härchen verschwindet. Wenn sich eine grössere Zahl von Endospermkernen

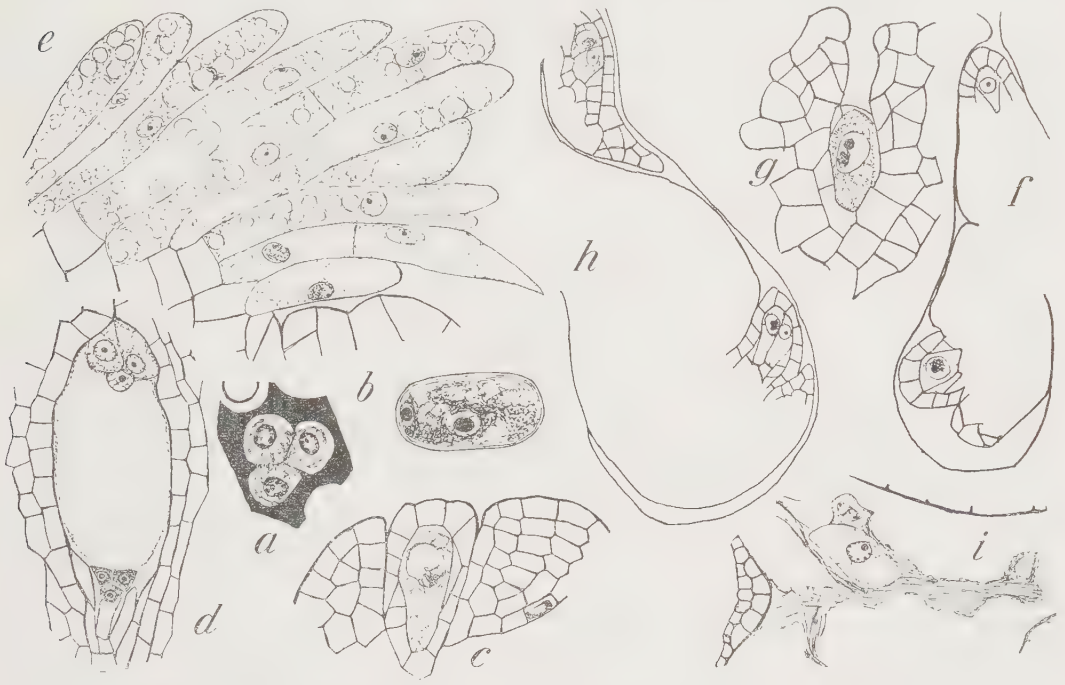


Fig. 2. *a Ammi majus.* Neu geteilte Pollenmutterzelle. × 700. *b Scandix macrorhyncha.* Zweizelliges Pollenkorn. × 700. *c Hydrocotyle umbellata.* Samenanlage mit aufwachsendem Integument. × 500. *d H. von Argentinien.* Junger Embryosack. × 500. *e H. vulgaris.* Stärkehaltiger Obturator. *f—g Didiscus pilosus. f* Merikarp mit jungen Samenanlagen. × 300. *g* Rudimentäre Samenanlage mit umgebendem Stylopodiengewebe. × 500. *h—i D. coeruleus. h* Merikarp mit Samenanlagen. × 225. *i* Rudimentäre Samenanlage, älter. × 500.

gebildet hatte, waren die der Mikropyle am nächsten gelegenen Härchen geleert. Ihre Kerne waren jedoch noch deutlich erkennbar. Am stärksten ausgebildet war der Funikulus bei *H. vulgaris*, am schwächsten bei *H. von Argentinien*, wo er horizontal ist und die Härchen weniger entwickelt sind.

Cammerloher (1910, Seite 298) scheint der erste gewesen zu sein, der diese Ausbildung der Funikulusepidermis bei *Hydrocotyle* beschrieben hat. Dieselbe scheint jedoch bei der von ihm abgebildeten *H. repanda* nicht so stark entwickelt zu sein wie bei *H. vulgaris*. Cammerloher meint, das Gebilde habe grosse Ähnlichkeit mit dem Obturator der Euphorbiaceen und habe wie dieser die Aufgabe, den Pollen-

schlauch nach dem Embryosack zu leiten. Der Obturator der Euphorbiaceen sitzt jedoch auf der Fruchtwand, während bei den Araliaceen der Funikulus, wie aus den Darstellungen von Ducamp (1902) und Pigott (1915) hervorgeht, ähnlich ausgebildet sein kann wie bei *Hydrocotyle*. Zweifellos wächst der Pollenschlauch zwischen den Härchen zu der Mikropyle — allerdings ist er bei *H. vulgaris* so schmal und so schwach färbbar, dass er hier nur schwer zu sehen ist — und deshalb kann man dieses Gebilde — wenn man nämlich an seine Funktion denkt — als Obturator bezeichnen. Was die Bedeutung der grossen Stärkemengen in den Härchen betrifft, liegt die Annahme nahe, dass sie zum Teil in Zucker verwandelt werden, der als chemotaktisches Reizmittel und zur Nahrung für den Pollenschlauch dient. Jedoch ist die Menge der in den voluminösen Härchen angelagerten Stärke so gross, dass man zunächst an ein Speichergewebe denkt, und übrigens ist eine Abnahme der Stärkemenge erst dann deutlich zu beobachten, wenn der Pollenschlauch schon längst in den Embryosack hineingewachsen ist. Dieselbe Ursache, die die Anlagerung von Stärke in den anderen Zellen des Funikulus und in der Fruchtwand zur Folge hat, bringt es auch mit sich, dass sich solche in den Härchen ansammelt, und sie hat dort die gleiche Funktion: die Stärke wird aufgelöst, um dem Embryosack zugutezukommen. Einige Zeit nach der Befruchtung während der lebhaften Endospermbildung nimmt er rasch an Grösse zu, die Zytoplasmamenge vergrössert sich ebenfalls sehr, und eine schnelle Nahrungszufuhr ist dabei notwendig.

Ungefähr dann, wenn sich der Embryosack in dem Zweikernestadium befindet, fängt der Fruchtknoten an, bedeutend rascher zu wachsen als die Samenanlage, und bald nimmt diese nur noch den oberen Teil des Fruchtknotenfachs ein. Der Mikropylenkanal ist äusserst eng und fast gerade. Es war nicht möglich, den Pollenschlauch darin sicher zu sehen. Nach der Befruchtung ist die eine Synergide stets zerstört. Die Eizelle teilt sich spät, erst nachdem der Embryosack mit Endospermgewebe ausgefüllt ist. Ein Stadium der Embryoentwicklung wurde beobachtet, bei dem der Embryo die Form einer Zellenreihe hatte, in welcher die apikale Zelle sowie noch eine oder die andere durch eine senkrechte Wand geteilt war. Wenn eine grössere Embryokugel gebildet war, waren mehrere, aber nicht alle, Suspensorzellen durch schräge oder vertikale Wände geteilt. Der Zentralkern teilt sich früh. Die Endospermbildung verläuft in gleicher Weise wie bei den übrigen untersuchten Umbelliferen. Wenn die Endospermzellen in die zentrale Vakuole des Embryosacks hineinwuchsen und sie ausfüllten, waren verschiedene Zellschichten gebildet worden; mehrere von diesen verlängerten sich, wenn auch nicht gerade bedeutend, und wurden plasmaarm. Das fertige Endosperm besteht aus grossen polyedrischen, mit Reservestoffen von der bei den Umbelliferen allgemein vorkommenden Art gefüllten Zellen. In der Chalaza bildet sich nach der Befruchtung ein Strang aus kleinen Zellen, von denen einige langgestreckt sind; er erstreckt sich bis zum Endpunkt des Gefässstranges hinunter, der sich ziemlich nahe an dem unteren Teil des Embryosacks befindet; auf diese Weise entsteht eine zusammenhängende Leitungsbahn für die Nahrung nach dem Embryosack hinauf.

Didiscus. Untersucht wurden *Didiscus pilosus* (Sm.) Dom. und *D. coeruleus* DC., die im hiesigen Botanischen Garten ausgesät waren. Die beiden Arten zeigten Verschiedenheiten in ihrer Entwicklungsgeschichte.

Die Entwicklung des Ovariums erfolgte nicht wie bei *Hydrocotyle,* sondern auf gleiche Weise wie bei den übrigen Umbelliferen: eine tiefere Versenkung bildet sich hier im Blütenboden, die Scheidewand wächst nicht so rasch empor, und alle vier Karpidspitzen entwickelten Samenanlagen (Fig. 1 *f*). Am Anfang hatten sie alle gleiches Aussehen. Bei *D. pilosus* haben die rudimentären Samenanlagen in der höchsten Stufe ihrer Entwicklung einen Nuzellus, der eine EMZ enthält; das Integument ist jedoch nur ein kurzes Stück ausgewachsen. Sie wachsen gerade in die Höhe (Fig. 2 *f*), und die abortierte Samenanlage im Merikarp liegt bald so fest eingeklemmt in dessen obersten Teil, dass die Grenze zwischen seinem Gewebe und der Fruchtwand sich nicht erkennen lässt (Fig. 2 *g*). Die plasmareiche EMZ mit ihrem Kern, der gewöhnlich in Synapsis ist, ist jedoch eine Zeitlang deutlich. Wenn die fertilen Samenanlagen eine alte EMZ enthalten, dann sind die rudimentären in der Regel schon eingetrocknet, bleiben aber dennoch lange sichtbar. Die hängende Samenanlage im Fruchtfach des *D. pilosus* wächst bei ihrer ersten Anlage nach aussen und schräg abwärts. Frühzeitig wird der Nuzellus von dem kurzen Funikulus abgesetzt, und das Integument wächst aus (Fig. 2 *f*). Der Funikulus entwickelt sich bald sehr kräftig vorn an der Grenze zum Nuzellus. Obgleich einige Zellen in der subepidermalen Zellschicht durch ihre Grösse ausgezeichnet sind, bildet sich doch immer nur eine von ihnen zur EMZ aus, die nach abgeschlossener Ausbildung lang und plasmareich ist. Sterile Zellen befinden sich zwischen dem schmäleren Teil der EMZ und der Nuzellusepidermis. Der Nuzellus ist schmal, und die Samenanlage wird frühzeitig umgebogen.

Bei *D. coeruleus* ist die aufsteigende Samenanlage besser entwickelt als bei *D. pilosus*, und sie trocknet hier nicht so schnell ein. Sie liegt in dem oberen Teil des Fruchtknotens zwischen der Fruchtwand, der Scheidewand im Ovarium und dem Funikulus der hängenden Samenanlage. Das Integument wächst meist auf der unteren Seite der Samenanlage heraus, wo mehr Platz vorhanden ist (Fig. 2 *h*), es kann aber niemals um den Nuzellus herumwachsen. Unter dessen Epidermis kann man einige plasmareiche sporogene Zellen unterscheiden, von denen eine oder zwei das Synapsisstadium des Kerns erreichen. Das sterile Gewebe der Samenanlage trocknet oft alsdann ein, indem die Zellen leer werden und zusammensinken. Infolgedessen erhält die Samenanlage dann eine freiere Lage, liegt also nicht in Berührung mit der Fruchtwand. Die sporogenen Zellen zeigen ebenso wie bei *D. pilosus* grössere Lebensdauer und behalten ihren Platz auf jenen vertrockneten Teilen (Fig. 2 *i*). Es ist unsicher, ob eine der EMZ in der rudimentären Samenanlage eine Teilung durchmachen kann. Die fertile Samenanlage zeichnet sich dadurch aus, dass sich in ihrem Nuzellus immer zwei EMZ befinden, die lang und schmal sind (Fig. 2 *h*). In einer Samenanlage hatte der Nuzellus einen abweichenden Bau, indem die eine EMZ, deren Kern in Synapsis war, nicht neben der anderen im

eigentlichen Scheitel des Nuzellus, sondern weiter unten lag und sich über ihr eine grosse sterile Zelle befand. Es ist nicht recht wahrscheinlich, dass die ursprüngliche Archesporzelle hier eine Deckzelle abgesondert hat, sondern sie ist wohl nur von ihrem anfänglichen Platz verdrängt worden.

Die Samenanlage nimmt in demselben Masse wie das Fruchtfach an Grösse zu, sodass dieses von ihr ausgefüllt bleibt. In der innersten Integumentschicht erfolgen die Zellenteilungen so rasch, dass die Zellen in radialer Richtung gestreckt erscheinen, und da sie gleichzeitig reich an Plasma sind, erhält diese Zellschicht den Charakter einer Mantelschicht. Bei *D. pilosus* bilden sich durch die Teilung der EMZ vier plasmareiche Makrosporen, von denen die chalazale die grösste ist. Der Nuzellus ist hier mit dem aufgewachsenen Integument ringsherum sehr fest verbunden. In dem Masse, wie sich der von dem Integument eingeschlossene Raum erweitert, nehmen die Epidermiszellen in dem oberen Teil des Nuzellus unerhört an Grösse zu (Fig. 3 *a*) und sind bald äusserst arm an Plasma. Die beiden obersten Makrosporen verschwinden rasch, und nach einiger Zeit sind von allen drei oberen Sporen nur wenige chromophile Reste übrig. Die chalazale Makrospore dagegen nimmt an Länge und Breite zu. Nachdem ihr Kern sich geteilt hat, kann man beobachten, wie eine Anzahl der ringsherum liegenden Nuzelluszellen verdrängt werden. Einige der um das Chalazaende des Embryosackes herum befindlichen Zellen machen gleichzeitig gewisse Umwandlungen durch (Fig. 3 *b*), indem sich die chromatische Substanz ihrer Kerne vermehrt und wie grosse Klumpen daliegt; und auch im Zytoplasma tritt chromatische Substanz auf.

Der Embryosack wächst an Grösse, und im Vierkernestadium wächst er nach oben zur Mikropyle (Fig. 3 *c*), wo sich sein oberes Ende dicht an ihre innere Mündung legt. Die Epidermiszellen sind sehr gestreckt, und ihre Wände sind an mehreren Stellen undeutlich, ihre Kerne aber sind gut sichtbar und liegen rings um den Embryosack zerstreut. Die Zerstörung des Nuzellus geschieht also nur in geringerem Masse durch den Embryosack, vielmehr wurde er wahrscheinlich zerrissen, als er versuchte, sich ebensosehr zu strecken wie der Integumentraum sich erweiterte. Der wachsende Embryosack hat sich zwischen die Zellen auf der einen Seite gedrängt, und in einem Präparat fand sich eine plasmareiche Zelle mit zwei deutlichen Kernen an der Seite des Embryosackes; diese Zelle war wahrscheinlich eine der oberen Makrosporen, die persistierte. Unter fortgesetzter Streckung des vierkernigen Embryosackes teilen sich dessen Kerne; diese Teilung wurde in einem Präparat beobachtet, in dem jedoch der Embryosack auf mehrere Schnitte verteilt war, sodass er nicht mit Vorteil abgezeichnet werden konnte. Am Chalazaende lag die eine Kernspindel quer über den schmalen abwärts verlaufenden Teil des Embryosackes, aus dieser entstanden die beiden chalazalen Antipoden, die andere lag weiter oben und bildete einen spitzen Winkel mit der Längsachse des Embryosackes. An dessen Mikropylenende lag auch eine Kernspindel in der Horizontalebene, aber rechtwinklig zu der entsprechenden am unteren Ende, die andere lag

unterhalb und schräg. Die erstere verursachte sicher die Entstehung der Synergidenkerne, die letztere die des Eikerns und des oberen Polkerns.

Der fertige Embryosack ist bei *D. pilosus* lang und schmal, er ist schwach gekrümmt mit der konvexen Seite nach der Raphe zu. Die Mantelschicht ist jetzt wenig entwickelt. In der Chalaza findet man den persistierenden basalen Teil des Nuzellus ziemlich unverändert. Die um den Embryosack herum und in ihm verbleibenden Teile des Nuzellus, die anfangs bedeutend waren, werden später weniger deutlich. Dies kommt teils daher, dass der Embryosack wesentlich an Länge zunimmt, sodass er im Vergleich zum Nuzellus jetzt viel grösser erscheint als vorher, teils aber auch daher, dass die zurückbleibenden Reste des Nuzellus sich allmählich teilweise auflösen. Die Polkerne wurden oft in Kontakt im Embryosack angetroffen, aber vor der Befruchtung liegt der Zentralkern dicht beim Eiapparat. Die Antipoden scheinen mitunter merkwürdig zu sein. Leider war das zur Verfügung stehende Untersuchungsmaterial für ein näheres Studium derselben unzureichend. Am Anfang sind drei einkernige vorhanden: zwei nach unten hin schmälere, langgestreckte Antipoden lagen nebeneinander, ein breiterer darüber. In einer Reihe von Embryosäcken waren sie jedoch wesentlich vergrössert, und der Antipodialapparat war von einer deutlichen, mittels Lichtgrün färbbaren Wand umgeben (Fig. 3 *d*). Wie diese Wand entstanden ist, ist ungewiss. Auf der Oberseite des Antipodialapparates wird sie erst später sichtbar und dürfte daselbst von den Antipoden abgeschieden worden sein, im übrigen aber scheint sie ein Teil der erhalten gebliebenen Makrosporenwand zu sein. Die Kerne unterlagen oft Teilungen, und eine regelrechte Kernspindel wurde dabei in einem Antipoden beobachtet. Auch die Zahl der Antipoden nahm oft zu, aber die Beobachtungen wurden dadurch erschwert, dass verschiedentliche persistierende Nuzelluszellen in der Chalazagegend vorhanden waren, die oft nicht von Antipoden unterschieden werden konnten. Schon in einem neugebildeten Embryosack, in dem die Polkerne noch auf ihren ursprünglichen Plätzen lagen, war ein Komplex von ungefähr zwölf dicht beieinanderliegenden Antipoden vorhanden. Die in Fig. 3 e_{II} abgebildete Reihe von plasmareichen Zellen mit grossen Kernen ist wahrscheinlich ein Antipodialapparat, der in den Embryosack hinaufgewachsen und durch Teilung einer Antipodenzelle entstanden ist.

Das oben Gesagte galt für *D. pilosus*. Über die Entwicklung des Embryosacks bei *D. coeruleus* ist Klarheit schwerer zu erlangen, weil hier gewisse Unregelmässigkeiten hinzukommen. Die beiden EMZ nehmen, trotzdem sie lang sind, nur den oberen Teil des langen, schmalen Nuzellus ein. Gewöhnlich teilen sich beide EMZ, aber die Teilung erfolgt nicht gleichzeitig. Die vier Dyadenzellen teilen sich im allgemeinen wohl ebenfalls, aber zuweilen kann eine solche ungeteilt bleiben, oder der Kern teilt sich, ohne dass jedoch eine Zellteilung folgt, was die Entstehung zweikerniger Zellen verursacht. Auch die beiden Dyadenzellen, die aus einer und derselben EMZ entstanden sind, teilen sich nicht gleichzeitig. Es ist oft unmöglich, die Makrosporen von den darunterliegenden sterilen Nuzelluszellen zu unterscheiden. Der innere Teil des langen Nuzellus wird von einem Strang plasma-

reicher Zellen gebildet, von denen nur die oberen Makrosporen sind, deren Zahl sich allerdings nicht angeben lässt (Fig. 3 *f*). Die obersten derselben sind gewöhnlich am kleinsten, zuweilen waren aber gerade sie am grössten. In zwei oder drei der erwähnten Zellen ist der Kern gewöhnlich gross, sodass sie einkernige Embryosäcke zu sein scheinen; andere unter diesen Zellen waren dagegen sehr klein.

Dieses Stadium in der Entwicklung der Samenanlage wurde häufig und in Fruchtknoten verschiedener Grösse angetroffen, weshalb es von langer Dauer sein

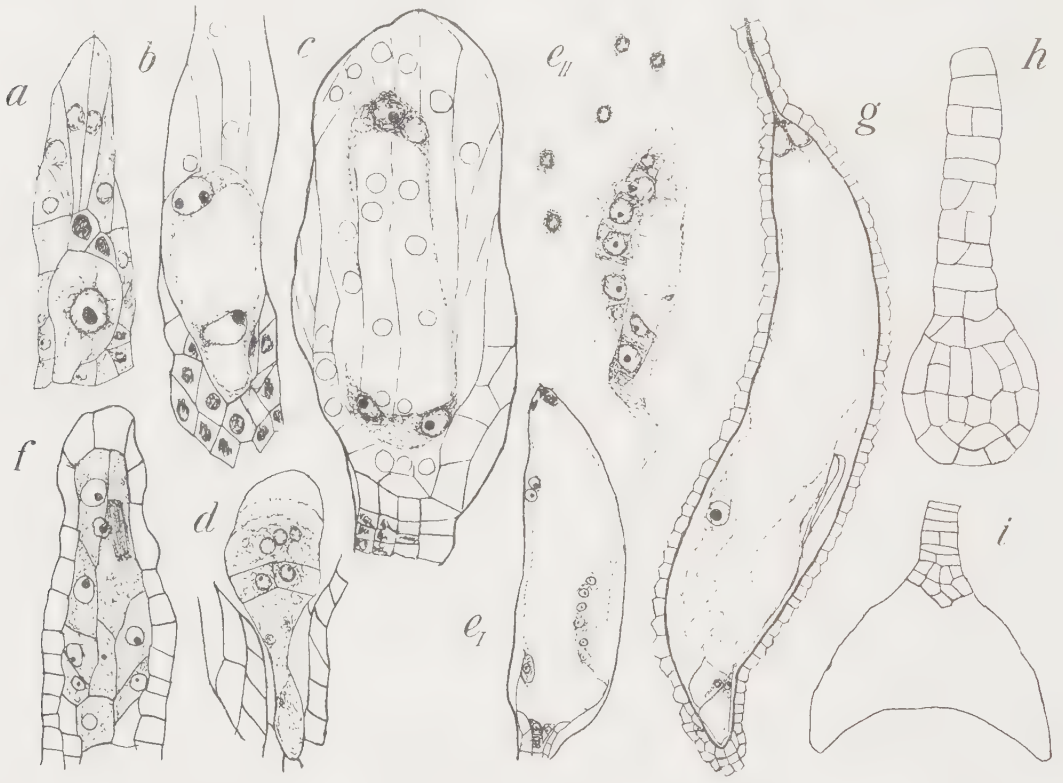


Fig. 3. *a—e Didiscus pilosus.* *a* Nuzellus mit einkernigem Embryosack. × 500. *b* Zweikerniger Embryosack. × 500. *c* Vierkerniger Embryosack, der Nuzellus ist desintegriert. × 500. *d* Antipoden. × 500. e_I Embryosack. Kombiniert aus 3 Schnitten. Eiapparat degeneriert; im chalazalen Teil persistierende Makrospore; Antipodialapparat? und persistierender Nuzellusteil mit zwei Antipoden? × 225. e_{II} Derselbe Antipodialapparat; einige persistierende Nuzelluszellkerne. × 500. *f—g D. coeruleus.* *f* Nuzellus. × 500. *g* Embryosack. Teile des Nuzellus bleiben erhalten. × 225. *h—i D. pilosus.* *h* Embryo. Dermatogen abgesondert, Suspensor früh von Embryokugel abgegrenzt. × 300. *i* Älterer Embryo; die Keimblätter wachsen aus. × 225.

dürfte. Darauf weitet sich rasch der vom Integument eingeschlossene Hohlraum, und wie bei *D. pilosus* vergrössern sich die Epidermiszellen, doch in geringerem Masse; die Zellen im Nuzellusscheitel bleiben dabei ziemlich klein, während sich die an den Seiten des Nuzellus befindlichen stark erweitern. Ihre Radialwände lösen sich teilweise auf, und in dem ganzen Hohlraum liegen zahlreiche Reste des Nuzellus zerstreut. Ein Unterschied gegenüber der vorhergehenden Pflanze ist auch

der, dass hier die Erweiterung wahrscheinlich ganz plötzlich und nicht allmählich erfolgt. Bei normaler Entwicklung wächst in ähnlicher Weise wie bei der vorhergehenden Art eine chalazale Makrospore zum Embryosack aus. Sehr oft desintegrierte jedoch der Nuzellus in der angegebenen Weise, aber es entwickelte sich kein Embryosack, sondern sämtliche plasmareichen Zellen blieben als ein Strang degenerierender Zellen in der Mitte des Integumenthohlraumes. Erfolgte die Entwicklung normal, dann persistierten zuweilen Makrosporen zur Seite des jungen Embryosacks. Der fertige Embryosack war lang, schmal und schwach S-förmig gebogen (Fig. 3 *g*). Bei der Anthese waren nur wenige Reste des Nuzellus übrig. Die Antipoden waren arm an Plasma und gewöhnlich einkernig. Manchmal wurden jedoch zweikernige beobachtet. Eine Tendenz zur Vergrösserung des Antipodialapparates war nicht zu bemerken. Es vergeht lange Zeit, bevor der Zentralkern in Kontakt mit dem Eiapparat liegt. Die Mantelschicht ist schwach entwickelt. In zahlreichen Samenanlagen degenerierte der Embryosack.

Die Samenanlagen erfüllen bei *Didiscus* den ganzen Merikarp bis ganz kurz vor der Befruchtung, wo dieser schneller wächst als jene. Bei *D. coeruleus* waren die Epidermiszellen der Samenanlage gross und mit rotgelbem Öl von derselben Art gefüllt, wie es in der Ovarialwand vorkam. Im oberen Teile der Samenanlage waren bei *D. pilosus* mehrere Integumentzellen stark vergrössert und hatten dicke gelbbraune Wände. Bei beiden war die Samenanlage am stärksten auf der Rapheseite entwickelt, besonders in ihrem oberen Teil (Fig. 1 *g*). Der Mikropylenkanal war lang und eng, oft gerade, manchmal gebogen. Bei *D. pilosus* war der Pollenschlauch leicht zu entdecken, da er grob und ziemlich stark färbbar war sowie eine von Lichtgrün färbbare Wand besass. Er wurde zwischen den langen plasmareichen Zellen in den Griffeln beobachtet, zwischen den plasmareichen Zellen, wo Scheidewand, Samenstränge und das Dach des Ovariums zusammenstossen, ausserdem auf dem Funikulus. Wie bei *Hydrocotyle* sind bei *D. pilosus* die Epidermiszellen unmittelbar oberhalb der Mikropyle als Härchen ausgebildet, in denen sich jedoch niemals Stärke vorfand. Zwischen ihnen war zuweilen der Pollenschlauch sichtbar. Bei *D. coeruleus* sind die plasmareichen Zellen, die die Epidermis auf dem Funikulus bilden, umso länger, je näher sie der Mikropyle sind, doch erreichten sie auch im ältesten untersuchten Fruchtknoten nicht dieselbe Entwicklungsstufe wie bei *D. pilosus*, sondern können nur als Papillen bezeichnet werden (Fig. 1 *g*).

Bei *D. pilosus* wurden Stadien nach der Befruchtung beobachtet. Bei der zweiten Kernteilung im Endosperm waren die Chromosomen in der weiter unten im Embryosack belegenen Kernspindel auseinandergerückt, während sich der obere Kern in Metaphase befand. Die Zahl der Endospermkerne wächst rasch. In dem fertiggebildeten Endospermgewebe füllt sich die periphere Zellschicht später mit Reservestoffen als der übrige Teil des Endosperms. Die wenigen untersuchten Embryonen waren regelmässig und hatten einen ziemlich langen Suspensor, der aus einer Zellenreihe besteht, in der einige Zellen durch eine senkrechte Wand geteilt sind (Fig. 3 *h* u. *i*). Die Endospermzellen um den Embryo sind desintegriert, und

in älteren Stadien erstreckte sich der Suspensor nicht bis zur äusseren Grenze des Endosperms, sondern war dort verdrängt worden.

Bei *D. coeruleus* fanden sich sog. ♂-Blüten, und in diesen, die ein rudimentäres Ovarium hatten, gab es in jüngeren Stadien abortierte Samenanlagen, deren Aussehen an das rudimentärer Samenanlagen in normaler Blüten erinnerte: die EMZ und die Makrosporen waren plasmareich und gesund, das sterile Gewebe dagegen war eingetrocknet. In den zwitterigen Blüten war der eine Merikarp oft kleiner und enthielt eine solche abortierte Samenanlage, die jedoch von bedeutenderer Grösse war, in anderen Fällen enthielt er eine normal ausgebildete Samenanlage, die aber dann in allen Teilen kleiner war als die in dem grösseren Merikarp.

Mulineae—Bowlesiinae.

Drusa. Einige Fixierungen von *Drusa oppositifolia* DC. aus dem Botanischen Garten zu Upsala standen zur Verfügung. Die Exemplare, denen das Material entnommen war, setzten laut gefälliger Mitteilung des Herrn Privatdozenten Erik Asplund jedes Jahr reichlich Frucht an. Bei dieser Pflanze zeigte die Entwicklung einige Eigentümlichkeiten, zu deren vollständiger Klarlegung das Material jedoch nicht ausreichte.

In den Samenanlagen entwickelt sich ein vielzelliges Archespor, von dem sich gewöhnlich 9 bis 11 Zellen zu grossen EMZ entwickeln. Der Nuzellus hat, wenn er älter ist, eine ansehnliche Grösse (Fig. 4 *a*), seine Epidermis wird von tangential abgeplatteten Zellen gebildet. Unter der Epidermis liegen in der Figur drei grosse EMZ, deren Kern sich im Pachynema-Stadium befindet, doch scheinen die Chromatinfäden längsgespalten zu sein. In angrenzenden Schnitten fanden sich mehrere solche Zellen. Die EMZ erstrecken sich nicht bis zur Basis des Nuzellus hinunter. Eine oder einige der peripherischen sind jedoch lang. Unter den EMZ liegt stets ein Komplex zahlreicher kleinerer Archesporzellen (zuweilen wurden 30 bis 40 gezählt), deren Zytoplasma ungefähr dasselbe Aussehen hat wie die der EMZ und dem der sterilen Zellen unähnlich ist; ihre Kerne sind grösser als die der sterilen Zellen. Das Chromatin ist in den Kernen weniger gleichmässig verteilt, und diese scheinen sich oft in früher, heterotyper Prophase zu befinden. Die Grenzen zwischen den Zellen im Archespor sind an vielen Stellen undeutlich, gewöhnlich jedoch sind sie deutlich. Die aufsteigende Samenanlage im Merikarp war verschieden ausgebildet. Sie wurde mit zahlreichen Archesporzellen und auch mit EMZ-n beobachtet. Zuweilen wuchs sie neben der normalen abwärts und bildete sich ebenso aus wie diese (ist bei zahlreichen Umbelliferen beobachtet, Penzig 1921).

Die folgende Entwicklung scheint schnell zu gehen, und es wurden ziemlich wenige Präparate in Stadien erhalten, in denen der Embryosack noch nicht fertiggebildet war. In einem Nuzellus fand sich je eine kräftige Kernspindel in dreien der EMZ (Fig. 4 *b*). Der angrenzende Schnitt der Serie war weggefallen; wahrscheinlich waren Kernspindeln in mehreren EMZ vorhanden; es deutet nämlich

manches darauf hin, dass sich der Kern in vielen oder allen grösseren EMZ teilt. Aus der Lage des neugebildeten Embryosacks geht hervor, dass er von einer an der Peripherie belegenen EMZ herstammt, die sich weiter hinunter in den Nuzellus erstreckt als die anderen. Ganz sicher ist auch, dass diese EMZ sich nicht teilt, sondern dass alle vier nach der Reduktionsteilung gebildeten Kerne mit in den Embryosack hineinkommen. In dem einzigen Nuzellus, der gesehen wurde, in welchem Teilungen in den EMZ offenbar kürzlich stattgefunden hatten, enthielt die lange EMZ vier in einer Reihe liegende Kerne (Fig. 4 *c*). Auch die übrigen EMZ-Kerne hatten

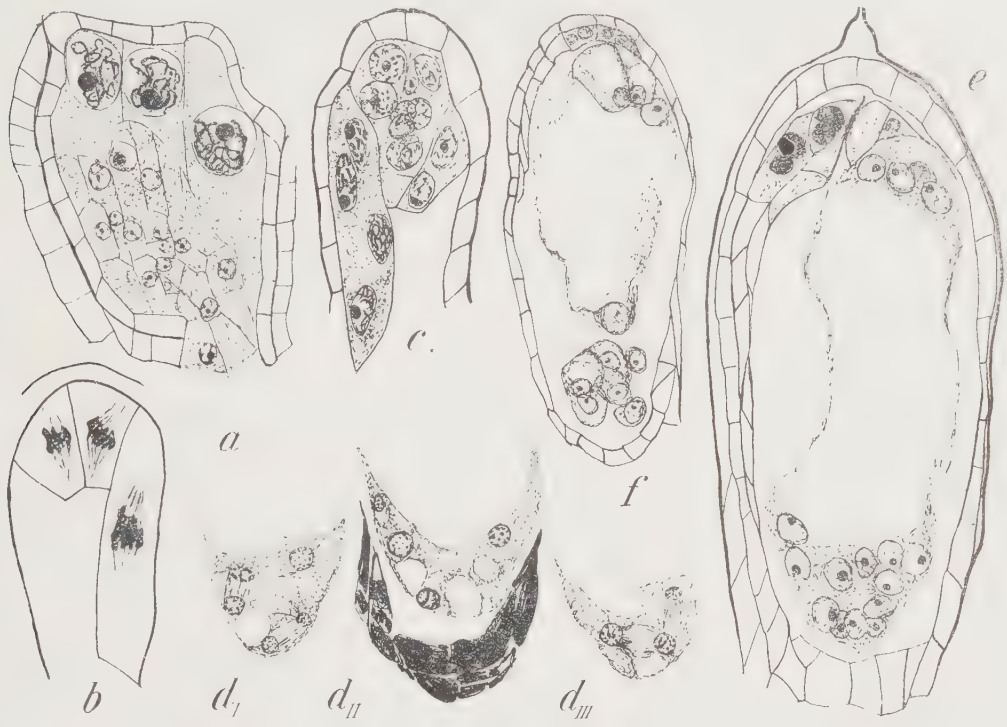


Fig. 4. *Drusa oppositifolia.* *a* Nuzellus mit Archespor. × 500. *b* Schematisch gezeichneter Nuzellus. × 500. *c* Nuzellus nach den Kernteilungen in den EMZ. Kombiniertes Bild. Die grosse EMZ muss wahrscheinlich länger sein als gezeichnet, und die beiden oberen Kerne liegen weiter auseinander. × 500. d_I d_{II} d_{III} Drei aufeinander folgende Schnitte durch das Chalazaende eines jungen Embryosacks. Degeneriertes Archespor. × 500. *e* Nuzellus mit 16-kernigem Embryosack. Andeutung von Zellenabsonderung war vorhanden, konnte aber nicht gezeichnet werden, da das Bild kombiniert ist. × 500. *f* Älterer, 12-kerniger Embryosack. × 300.

sich geteilt, aber, wie es scheint, oft nur einmal. Schräg oberhalb des fertiggebildeten Embryosacks bleiben EMZ liegen (Fig. 4 *e* und *f*); schliesslich, doch spät, werden sie aber verdrängt. In jüngeren Samenanlagen sind diese persistierenden EMZ grösser, und zwischen den Kernen liegt eine Vakuole; in älteren sind sie kleiner. Sie enthalten zwei oder manchmal vier Kerne, häufig aber nur einen. Ob dieses letztgenannte Verhalten darauf hindeutet, dass bei diesen EMZ auf die hetero- oder homotype Kernteilung oft eine Wandbildung folgt, lässt sich nicht sagen. Einige Präparate scheinen darauf hinzudeuten, dass Kernfusionen in den

Zellen vorkommen, und hierin könnte man ja eine Erklärung für ihre Einkernigkeit finden.

Nur wenige jüngere Embryosäcke wurden gesehen. Die kleineren Archesporzellen degenerieren (Fig. 4 d_{II}) und verschwinden bald vollständig. Der Embryosack ist plasmareicher am Chalazaende, wo immer mehr Kerne waren als am oberen Ende. Sehr oft findet man kinoplasmatische Strahlungen im Zytoplasma zwischen den Kernen an beiden Enden des Embryosacks (Fig. 4 *d*). Der Embryosack wurde beobachtet mit 1 Kern am oberen Ende und 3 am unteren, auch mit 2 Kernen am oberen und 6 am unteren Ende. Wenn die Kernteilungen beendigt waren, fanden sich immer 4 Kerne am oberen Ende, am Chalazaende dagegen oft 8, oft aber 12 freie Kerne (Fig. 4 *e*). Der Embryosack war demnach zwölf- oder sechzehnkernig. In der Chalaza betrug jedoch wohl manchmal die Zahl der Kerne zwischen 8 und 12, da diese aber auf mehrere Schnitte in den Präparaten verteilt sind, ist es schwer, sie mit Sicherheit zu zählen. Am oberen Ende bilden sich Eiapparat und Polkern aus, am unteren ein Polkern und 7 bis 11 abgerundete, stets einkernige Antipoden. Der fertiggebildete Embryosack lag im Gegensatz zu dem Verhalten bei allen anderen untersuchten Umbelliferen vollständig innerhalb des Nuzellus. Er war ungewöhnlich breit. Die Zellen des Eiapparats waren kurz, und zuweilen war dieser nicht normal ausgebildet. Eine der Synergiden hatte ihre Vakuole manchmal am oberen Ende und bekam dadurch Ähnlichkeit mit der Eizelle (Fig. 4 *f*).

Auch in den ziemlich ausgewachsenen Früchten, die untersucht worden sind, war noch keine Befruchtung eingetreten. Der Embryosack war verlängert, der Nuzellus war an den Seiten verschwunden, doch sein oberer Teil blieb erhalten. Die innerste Schicht des Integuments bestand aus kubischen Zellen. Die Antipoden hatten stark chromophile Kerne und waren teilweise zusammengesunken und in Degeneration. Der untere Polkern lag noch auf seinem ursprünglichen Platz, obwohl eine lange Zeit seit der Bildung des Embryosacks vergangen war. Er schien in Degeneration zu sein. Auch der obere Polkern befand sich auf seinem ursprünglichen Platz, aber er war deutlich und kräftiger als der untere. Die Synergiden waren undeutlich, die Eizelle dagegen war gut entwickelt, hatte einen grossen Kern und schien vollkommen gesund zu sein. Ob in diesem Material Befruchtung erfolgte, ist ungewiss. Die Frucht war viel grösser als die Samenanlagen. Diese hingen an einem Funikulus, der oberhalb des kurzen Mikropylenkanals als Obturator ausgebildet war und von ähnlich lakunärem Gewebe wie bei vielen Apioideen.

Es sind nunmehr eine ganze Reihe von Pflanzen bekannt, die konstant einen Embryosack mit mehr als acht Kernen ausbilden. Der konstant sechzehnkernige Embryosack bei Arten von *Gunnera* (Ernst 1908, Modilewsky 1908, Samuels 1912), *Euphorbia* (Modilewsky 1909, 1910, 1911), gewissen *Penæaceen* (Stephens 1910) und *Peperomia* (Literaturzusammenfassung bei Häuser 1916) mit seiner in vielen Fällen eigenartigen Organisation ist ausführlich beschrieben worden. Sechzehnkernige Embryosäcke, die Eiapparat, Polkerne und elf Antipoden enthalten, kommen bei gewissen Kompositen vor: *Pyrethrum parthenifolium* var. *aureum* (Palm 1915), *Eri-*

geron eriocephalus, *glabellus* (Holmgren 1919) und *dubius* (Tahara 1921). Ferner gehört hierher *E. Karwinskianus* var. *mucronatus* (Carano 1921), bei dem der Embryosack zwölfkernig beobachtet wurde und auch mit zehn Kernspindeln »procurano la formazione di un sacco a venti nuclei. Questo typo di sacco costituisce il primo gradino per la constituzione del sacco a trentadue nuclei, la cui esistenza finora è soltanto teorica» (l. c., Seite 176). Mehr als sechzehn (29 bis 31) freie Kerne fanden sich auch bei *Valeriana allariifolia*, doch in Embryosäcken, der den rudimentären Samenanlagen im Ovarium angehörten (Asplund 1920). Alle diese vielkernigen Embryosäcke wurden von sämtlichen vier Makrosporen gebildet. So verhielt es sich auch bei *Ulmus americana* (Shattuck 1905), wo sich normalerweise ein achtkerniger Embryosack bildet, wo aber gelegentlich auch eine grössere Zahl freier Kerne am Chalazaende entstehen kann. Solche kommen auch bei *Trautvetteria* vor (Huss 1906) — die Bildungsweise des Embryosacks ist dort nicht bekannt — und bei *Tanacetum vulgare* (Palm 1905), wo normalerweise ein achtkerniger Embryosack von den beiden obersten Makrosporen gebildet wird (Scillatypus), wo aber auch zuweilen die unteren Makrosporen in den Embryosack übergehen können, wodurch dieser 12-, 14- oder 16-kernig wird. Bei *Pandanus* findet man vielkernige (16-kernige?) Embryosäcke. Campbell, der sie studiert hat, scheint anzunehmen, dass sich hier abgegrenzte Makrosporen bilden (1911). Nach Weniger (1917) können bei *Euphorbia splendens* die vier antipodialen Kerne des Embryosacks wahrscheinlich eine nochmalige Teilung durchmachen (die Kerne des Antipodenendes sind sehr ephemer), und hier bildeten sich bei der Teilung der EMZ sicher vier Makrosporen (von den drei oberen hat die Verfasserin jedoch nur die degenerierten Reste gesehen).

Die vielkernigen Embryosäcke scheinen demnach, wie oft betont wurde, in der Regel aus allen vier Makrosporen gebildet zu werden. Dies war sicher auch bei *Drusa* der Fall, obwohl hier die weiteren Teilungen der Makrosporenkerne nicht verfolgt werden konnten. Drei Makrosporenkerne schienen sich — nach den untersuchten Präparaten zu urteilen — nach einiger Zeit am Chalazaende des Embryosacks zu sammeln, und es bildete sich eine grössere Vakuole, die jene von dem am oberen Ende liegengebliebenen trennte. Dieser unterlag zwei Teilungen, die Entwicklung des Embryosacks erfolgte also nach dem Peperomiatypus (Palm 1915). Es ist möglich, dass mitunter zwei Makrosporenkerne am oberen Ende liegenbleiben und dass diese sich vielleicht nur einmal teilen. In diesem Falle würde die Entwicklung des Embryosacks also dem Liliumtypus folgen. Doch fanden sich keine Präparate, die auf diese Weise gedeutet werden mussten. Von den Makrosporenkernen am Chalazaende machen aber offenbar oft nicht alle zwei Teilungen durch. Im Hinblick auf das Vorkommen der zahlreichen EMZ und Archesporzellen ist es von Interesse, dass sich bei *Euphorbia procera* und *palustris*, den einzigen, bei denen ein sechzehnkerniger Embryosack gebildet wird, ungefähr sieben EMZ vorfinden, während andere *Euphorbia*-Arten nur eine solche haben (Modilewsky 1911). Eine kausale Erklärung für den grösseren Plasmareichtum und Kernzahl am Chalazaende bei *Drusa* kann man vielleicht darin finden, dass bei der Resorption

des dort befindlichen Archesporgewebes ein Überfluss an Nahrung unmittelbar dem Embryosack zugute kommt. Jacobson-Stiasny (1916) hat ja auch versucht zu zeigen, dass sechzehnkernige Embryosäcke ein Ausdruck für günstige Nahrungsbedingungen im Nuzellus sind.

Saniculeae.

Astrantia. Das Material wurde der im hiesigen Botanischen Garten gezüchteten *Astrantia major* L. entnommen sowie einer Art, die *A. helleborifolia* Salisb. etikettiert war; diese letztere erwies sich aber als falsch bestimmt. Da jedoch ihre Entwicklung ähnliche Verhältnisse aufwies wie *A. major* und die Blütenknospen ausserdem gut fixiert waren, wird sie in die nachstehende Beschreibung mitaufgenommen.

Die abortierenden Samenanlagen sitzen auf einem kurzen, breiten Funikulus und haben ein undeutlich ausgewachsenes Integument. Der Nuzellus ist breit, aber niedrig, und enthält, wenn die Samenanlage am besten entwickelt ist, eine niedrige und breite Archesporzelle. Das Wachstum der Samenanlage hörte alsdann auf, und in den untersuchten Blüten erreichte der Kern der Archesporzelle niemals das Synapsisstadium. Die Zellen der Samenanlage trocknen nicht ein, viele von ihnen werden sehr stark chromophil.

In den jüngsten der untersuchten Blütenknospen war der Hohlraum des Ovariums so tief, dass die junge Samenanlage sich ein gutes Stück oberhalb seines Bodens befand. Dagegen stiess sie seitlich an die Wand des Ovariums. Die Spitze der Samenanlage wies schräg nach unten, und der Nuzellus war vom Funikulus abgesetzt, der noch kurz und dick war. Die erste Andeutung des Integuments war auf der Unterseite der Samenanlage sichtbar. In der zunächst folgenden Entwicklungsstufe verlängert sich der Funikulus wesentlich, was jedoch die Samenanlage dem Boden des Ovariums nicht näherbringt, indem dieses in seinem oberen Teil entsprechend länger wird. Der Funikulus ist dick und kräftig, aber dicht am Nuzellus ist er schmäler und erscheint daselbst ausgehöhlt (Fig. 5 *b*). Das Integument wächst anfangs langsam aus, während sich der untere Teil der Samenanlage aufwärts biegt, sodass die Samenanlage umgewendet wird. Der Nuzellus ist dann kurz und breit, und subepidermal zeigt sich eine grosse Archesporzelle, die reich an Plasma ist und einen grossen Kern hat (Fig. 5 *a*). Es wurde jedoch eine Samenanlage beobachtet, in der zwei einander an Grösse gleiche, ziemlich schmale Archesporzellen lagen, wo sonst die eine, allein vorhandene sichtbar zu sein pflegt. Bisweilen war eine bei der Archesporzelle liegende Zelle ungewöhnlich gross und plasmareich. Schliesslich sei erwähnt, dass in einem Fall die unmittelbar unter der Archesporzelle befindliche Zelle gross, plasmareich und mit grossem Kern versehen war.

Wenn die Umbiegung der Samenanlage so weit fortgeschritten war, dass der Nuzellus schräg aufwärts zeigt, macht dieser eine starke Verlängerung durch. Auch die Archesporzelle wird lang und erhält einen breiteren Oberteil, in welchem der

Kern belegen ist. Das Integument wächst rasch in die Höhe, und während der EMZ-Kern noch in Synapsis ist, reicht es über den Nuzellus hinaus. Es wächst rascher und ist immer höher auf der Dorsalseite der Samenanlage. Der Nuzellus ist nach Abschluss seines Wachstums lang und schmal. Von den beiden Dyadenzellen ist die chalazale viel länger als die obere (Fig. 5 *c*). Ein Nukleolus war in ihren Kernen vorhanden, während sog. extranukleare Nukleolen nicht zu sehen waren.

Die chalazale Makrospore ist die längste und schien immer den Embryosack zu bilden. Indes zeigten die drei anderen Makrosporen Neigung zu persistieren und zu wachsen, obgleich doch nur selten eine Teilung ihres Kerns eintrat. Wenn die Sporen neu gebildet sind, hat das Zytoplasma in allen vieren dieselbe Dichte und wird gleich stark von Hämatoxylin gefärbt. In den degenerierenden Sporen wird es immer stärker färbbar, sodass die Sporen in den Präparaten alsdann wie kohlschwarze Klumpen erscheinen. Bei der oder den Sporen, die wachsen, wird das Zytoplasma dagegen weniger färbbar, und es treten darin Vakuolen auf. Schon kurze Zeit nach der Bildung der Makrosporen beginnt häufig die oberste zu degenerieren, in anderen Fällen degenerierten die drei oberen alle rasch. Gewöhnlich persistieren jedoch eine oder mehrere: in Figur 5 *d* sieht man Makrospore 2 gut entwickelt, 1 und 3 sind in Degeneration; in Figur 5 *e* dagegen tendiert Spore 3 zur Entwicklung, ihr Kern hat bedeutend an Grösse zugenommen. Figur 5 *f* zeigt einen Nuzellus, in dem der Kern der persistierenden Makrospore sogar eine Teilung in der Weise erlitten hat, dass die beiden entstandenen Kerne in gleicher Höhe liegen. Ein dunkel gefärbter Rest von degenerierten Sporen ist darüber sichtbar; ob es nur Makrospore 1 oder 1 + 2 ist, konnte bei dem Präparat nicht entschieden werden. Wenn alle Sporen wachsen, kann ihre gegenseitige Lage sich so verschieben, dass man in älteren Stadien zuweilen zwei Makrosporen in gleicher Höhe antreffen kann. Bevor die Makrosporen degenerieren, kann man oft beobachten, dass sich die chromatische Substanz in ihren Kernen vermehrt.

In der Chalaza unter dem einkernigen Embryosack lagert sich zuweilen etwas chromophile Substanz teils intrazellulär, teils, und zwar wohl zumeist, interzellulär. Im Vergleich mit anderen Umbelliferen sind die abgelagerten Mengen jedoch nur unbedeutend. Die Epidermiszellen des Nuzellus sind arm an Plasma und die im Scheitel sind zuweilen gross, zuweilen sind sie aber niedrig und scheinen zusammengesunken, was möglicherweise auf der Einwirkung des Fixiermittels beruht. Der zweikernige Embryosack, dessen chalazaler Kern ein gutes Stück oben in der Zelle liegt, befindet sich noch innerhalb des Nuzellus, jedoch sind die Zellen auf seiner Seite nach der Epidermis zu verdrängt worden. Der vierkernige Embryosack verdrängt auch die Epidermis ausser im Scheitel, wo einige Epidermiszellen sowie bisweilen Makrosporen persistieren (Fig. 5 *g*). Der Embryosack ist nun plasmaarm und in den Präparaten oft kontrahiert, sein unteres spitzes Ende hat sich während des Fixierens und Einbettens aus dem übriggebliebenen chalazalen Teil des Nuzellus heraufgezogen. Die beiden oberen Kerne liegen in gleicher Höhe, die chalazalen in ungleicher. Der Embryosack macht in diesem Stadium ein starkes Wachstum durch.

In den jüngsten untersuchten achtkernigen Embryosäcken war die Zellbildung schon vollendet. Sowohl die beiden Polkerne in Kontakt als auch der Zentralkern wurden in verschiedener Höhe in dem an der Wand befindlichen Zytoplasma beobachtet, was entweder daher kam, dass die beiden Polkerne zu einander hinwandern und in verschiedenen Embryosäcken in verschiedener Höhe zusammenkommen, worauf sie, nachdem sie eine Zeitlang nebeneinander gelegen haben, verschmelzen, oder aber daher, dass die beiden Polkerne zusammen ein Stückchen aufwärts zu dem Eiapparat hinwandern, nachdem sie mit einander in Berührung gekommen

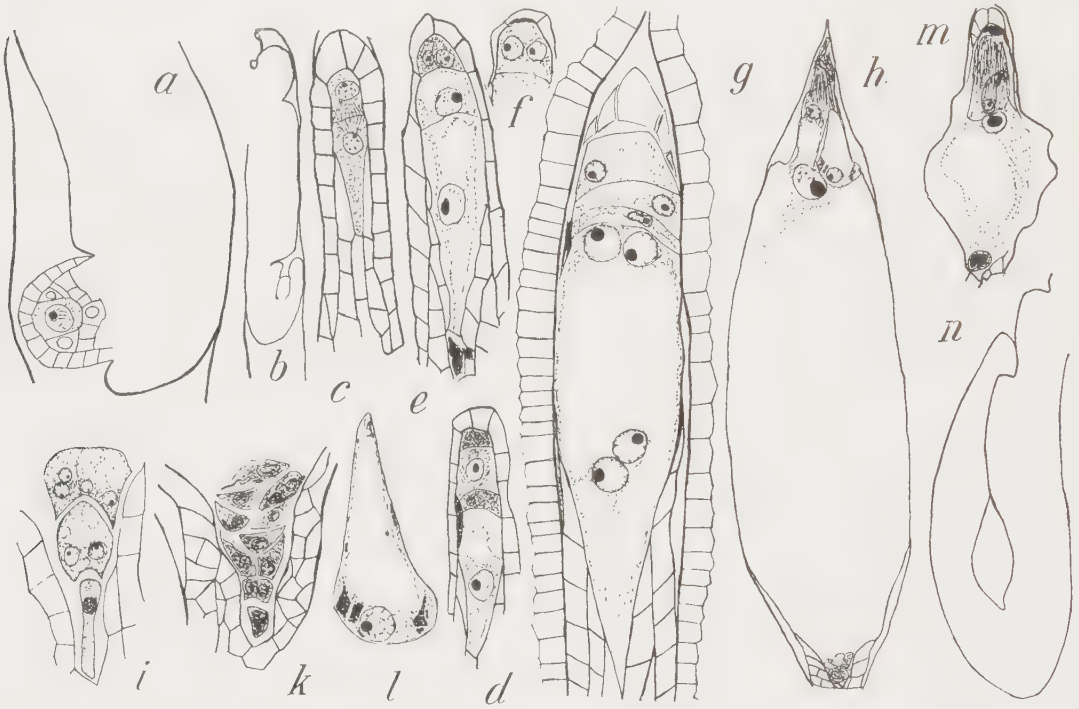


Fig. 5. *a, d—l Astrantia helleborifolia. b, c A. major. a* Samenanlage mit Archesporzelle. × 225. *b* Samenanlage (enthielt EMZ). × 45. *c* Nuzellus mit Dyadenzellen. × 380. *d, e* Nuzellus mit Makrosporen. × 380. *f* Oberer Teil eines Nuzellus. × 380. *g* Vierkerniger Embryosack. × 500. *h* Embryosack vor der Anthese. × 225. *i* Junge Antipoden. × 500. *k* Ältere Antipoden. × 500. *l* Eizelle. × 500. *m—n Sanicula europea. m* Zwergembryosack, in das Integument hinausgewachsen. × 225. *n* Samenanlage gleich nach der Befruchtung. × 45.

sind, und dort verschmelzen. Auf alle Fälle liegt der Zentralkern rechtzeitig vor der Anthese an dem Eiapparat. Der Embryosack (Fig. 5 *h*) ist immer früh fertig. Der Zentralkern ist gross und hat einen grossen Nukleolus, das Chromatin ist in weit auseinander liegenden Häufchen gesammelt. Die Hauptmenge des Zytoplasmas des Embryosackes liegt um den Zentralkern herum. Die Synergiden sind, wenn sie älter sind, langgestreckt; sie enthalten eine Vakuole, die ziemlich gross ist. Ihr Zytoplasma ist später ziemlich chromophil, es hat faserige Struktur, und der in ihm befindliche Kern ist oft von unregelmässiger Gestalt. Ungefähr wie eine Kalotte liegen um den obersten Teil der Synergiden mehr oder minder degenerierte Reste

von Makrosporen und Nuzellusepidermis. Die Eizelle ist kleiner als die Synergiden, sie ist etwas weiter unten im Embryosack inseriert, und das Zytoplasma hat sich in ihrem breiteren unteren Teil gesammelt. Schon gleich nach der Bildung der Eizelle pflegen in ihr kleine oft stabförmige Körperchen aufzutreten, die sehr stark von Hämatoxylin und Saffranin gefärbt werden (Fig. 5 *l*). Sie liegen in Gruppen zusammen, und ihre Zahl wächst nach und nach, sodass sie in befruchteten Eizellen massenweise und zusammengeballt vorkommen, weshalb man die einzelnen Stäbchen oder Körnchen oft nicht unterscheiden kann. Diese chromatischen Körnchen wurden bei vielen anderen Umbelliferen beobachtet, obwohl sie dort nicht so oft vorkommen oder nicht so regelmässig geordnet daliegen. Bei den Eizellen der Valerianaceen (Asplund 1920, Seite 37) finden sich Körnchen, die allen Anzeichen nach von ähnlicher Art sind und nach Asplund Eiweissnatur haben. Ishikawa (1918, Seite 284 ff.) gibt Abbildungen und Beschreibung chromophiler Körperchen ähnlichen Aussehens, die bisweilen in der Eizelle bei *Oenothera* auftreten. Er glaubt, sie seien »something like chondriosomes» und vermehrten sich möglicherweise durch Teilungen. Um Chondriosomen dürfte es sich hier wohl kaum handeln.

Im Embryosack werden drei Antipoden angelegt mit je einem Kern. Der eine ist lang, oben breiter und liegt im Nuzellus unten. Die beiden anderen sind ungefähr isodiametrisch und liegen in gleicher Höhe am oberen Ende des chalazalen Antipoden. Alsdann nimmt die Zahl der Antipoden zu, und diese bilden im älteren Embryosack einen kleinen Komplex dicht zusammen liegender Zellen (Fig 5 *k*). Zuerst erleidet gewöhnlich der lange Antipode eine Querteilung (Fig. 5 *i*), und von den so entstandenen Zellen scheint sich die schmälere chalazale zuweilen nicht weiter zu teilen, da sie zuweilen geschrumpft und dunkel gefärbt erscheint. In den übrigen Zellen aber erfolgen zahlreiche Teilungen, sodass schliesslich einige zwanzig Zellen vorhanden sind. In jüngeren Stadien sieht man oft zweikernige Antipoden, was zeigt, dass sich der Kern beträchtliche Zeit früher teilt als die Zelle. Das fertiggebildete Antipodengewebe nimmt keinen grösseren Raum ein als die ursprünglichen Antipoden kurz nach ihrer Bildung, diese pflegen dann nämlich ein Wachstum durchgemacht zu haben. Wenn die Antipoden älter werden, wird ihr Zytoplasma stärker chromophil, und gleichzeitig nimmt die Chromatinmenge in ihren Kernen zu. Sie sind lange nach der Befruchtung sichtbar.

Die Samenanlage hat bei *Astrantia*, wenn sie einen fertigen Embryosack enthält, eine bedeutende Grösse. Ihr unterhalb des Embryosacks belegener Teil ist verlängert. Der Mikropylenkanal ist sehr lang und macht oben eine scharfe Biegung nach dem Funikulus zu, da der äussere Teil des Integuments sich hoch aufwärts und über den inneren hinüber schiebt. Der Pollenschlauch wächst deshalb von der als leitende Gewebe ausgebildeten Funikulusepidermis direkt in die Mikropyle hinein Der Embryosack selbst wächst immer stark, bevor er reif zur Befruchtung ist, und ist dann bei *Astrantia* grösser als bei der Mehrzahl der Umbelliferen. Die Mantelschicht ist deutlich, die dem Embryosack zugekehrte Wand der Zellen ist verdickt und von einer Kutikula bekleidet. Die benachbarten Integumentzellen sind kleiner

und plasmareicher als die Zellen in den peripheren Schichten. Im oberen und unteren Teil des Embryosacks ist eine Membran, die mit Lichtgrün färbbar ist, deutlich sichtbar, die sich auch um den oberen Teil des Eiapparates herum erstreckt (Fig. 5 *h*). Längs dem grösseren Teil des Embryosacks scheint die Membran ganz dicht an den Mantelschichtzellen zu liegen und kann von deren Wand nicht unterschieden werden. Sie besteht wohl aus den noch übrigen zusammenhängenden Aussenwänden der Nuzellusepidermis. In der Chalaza liegen unter dem Embryosack eine Anzahl plasmareicher Zellen, und die chromophile Substanz ist dort noch deutlich.

Nachdem der Pollenschlauch in den Embryosack hineingewachsen ist, ist eine, oder, wie ein einziges Mal beobachtet wurde, beide Synergiden zerstört. Zahlreiche Endospermkerne sammeln sich in dem an der Wand liegenden Plasma. Die Teilung der Eizelle erfolgt spät. Ziemlich grosse Früchte wurden untersucht, in denen sie noch nicht stattgefunden hatte.

Eryngium. *Eryngium yuccifolium* war Juricas (1922) hauptsächlichstes Untersuchungsobjekt. Selbst hatte ich nur wenige Fixierungen von *Eryngium*-Arten zur Verfügung. Bei *E. giganteum* M. Bieb., von dem eine Fixierung angefertigt wurde, enthielten die jüngeren, von den seitlichen Blütenköpfen entnommenen Blütenknospen Samenanlagen mit noch breitem Nuzellus mit EMZ. Die Samenanlagen waren noch nicht umgewendet. In den älteren Blütenknospen, die von der die Hauptachse abschliessenden Infloreszenz entnommen waren, waren die Samenanlagen grösser, aber das Integument war nicht über den breiten, zellenreichen Nuzellus hinausgewachsen, der nach wie vor horizontal lag. Der Nuzellus enthielt da, wo die EMZ oder Makrosporen hätten liegen sollen, einige degenerierte Zellreste. In einer Samenanlage waren zwei degenerierte Zellen, deren obere mehrkernig zu sein schien. Vielleicht waren dies Dyadenzellen. In der oberen waren den Kernteilungen keine Wandbildungen gefolgt; dies ist sicher nicht der normale Entwicklungsgang bei dieser Pflanze, sondern hing mit der allgemeinen Degeneration der Samenanlagen zusammen. In den wenigen Blüten, die von *E. amethystinum* L. untersucht wurden, enthielten die Samenanlagen fertiggebildete Embryosäcke von ähnlichem Aussehen wie bei *Astrantia*. Um die Synergiden herum und oberhalb derselben befanden sich Reste des Nuzellus, in der Eizelle ähnliche chromophile Körnchen wie dort, die Zahl der Antipoden war vermehrt, doch konnten nur 5 bis 6 solche unterschieden werden. Degenerationserscheinungen fanden sich auch hier besonders im Integument, dessen innerer Teil oft aus zerstörten und in Auflösung befindlichen Zellen bestand, obwohl der Embryosack nicht befruchtet worden war. In einer Samenanlage war das Integument unregelmässig in den Embryosack hineingewachsen und hatte ihn teilweise verdrängt; er enthielt jedoch einen völlig normalen Eiapparat. Bei *E. planum* L. konnte die Entwicklung besser verfolgt werden, obwohl das Material spärlich und recht schlecht im Flemming fixiert war. In den Samenanlagen ist der Nuzellus schmal und lang. Nur um das untere Ende der EMZ lagen einige sterile Zellen, die sie von der Epidermis trennten. Der Nuzellus war bedeutend

länger als die EMZ. Vier junge Makrosporen wurden beobachtet, aber dann fehlten Stadien bis zum fertigen Embryosack, der dem bei *Astrantia* ähnlich war. Insbesondere enthielt er ein ähnliches Antipodengewebe. Der Mikropylenkanal war sehr lang, das Integument dick.

Bei *E. yuccifolium* scheinen, nach Juricas Darstellung zu urteilen, einige Verschiedenheiten im Vergleich zu den hier beschriebenen Arten vorzukommen. So sind nur drei Antipoden vorhanden, die ephemer sind »breaking down shortly before or after the fusion of the polar nuclei». Über ihre Kernverhältnisse wird nichts gesagt.

Sanicula. Auch diese Gattung konnte nur unvollständig untersucht werden, da nur eine Fixierung von wildwachsender *Sanicula europea* L. zur Verfügung stand. Es zeigte sich, dass sie teils zahlreiche männliche Blüten enthielt, teils Blüten ohne Staubblätter, aber mit Fruchtknoten von sehr verschiedener Grösse. In einigen Fällen waren diese leer und enthielten also keine Samenanlagen. Diese Blüten waren also vollständig steril. Waren Samenanlagen vorhanden, so waren sie zuweilen missgebildet und hatten einen unregelmässigen Nuzellus mit einigen plasmareichen Zellen, deren morphologischer Wert nicht bestimmt werden konnte. Einige der ♂-Blüten hatten einen rudimentären Ovarialhohlraum ohne Scheidewand und Samenanlage sowie zwei sehr kurze, gerade Griffel, die nicht über das gut entwickelte Stylopodium herüberragen. Diese eben beschriebenen Blüten gehörten zu sekundären Infloreszenzen. Die normalen Samenanlagen, die in dem Material vorhanden waren, enthielten fertig gebildete oder befruchtete Embryosäcke, die letzteren mit mehr oder weniger vorgeschrittener Endospermbildung.

Die Samenanlage füllte den Merikarp aus, hatte ein dickes Integument und einen sehr langen Mikropylenkanal (Fig. 5 *n*). Der unterhalb des Embryosackes belegene Teil der Samenanlage hatte keine Verlängerung erlitten, weil ja der Ovarialhohlraum ziemlich klein ist. Der befruchtungsreife Embryosack war in verschiedenen Fruchtknoten von sehr verschiedener Grösse. In einigen war er sehr klein (Fig. 5 *m*), und der Eiapparat nahm einen verhältnismässig viel grösseren Teil desselben ein als in den grösseren Embryosäcken. Oberhalb des Eiapparats fanden sich immer Reste des Nuzellus. Die Synergiden waren gross und plasmareich. Die Zahl der Antipoden betrug 3 (im Zwergembryosack oft nur 1), waren alle ziemlich gross, die chalazale jedoch am grössten. In den untersuchten Embryosäcken enthielt jeder Antipode einen grossen, stark chromophilen Kern. Um die kleinen Embryosäcke herum war die Mantelschicht äusserst undeutlich. Nach der Befruchtung und um die grösseren normalen Embryosäcke war sie jedoch deutlich und bestand aus plasmareichen Zellen.

Anomalien sind wahrscheinlich nicht selten. Eine Samenanlage enthielt einen Embryosack, der nur zwei grosse Kerne in Kontakt besass, die von Zytoplasma umgeben waren und auf der einen Seite des Embryosacks lagen. Eiapparat und Antipoden fehlten gänzlich. Reste des Nuzellus fanden sich am oberen und unteren Ende des Embryosacks. Die andere Samenanlage in dieser Blüte enthielt einen völlig normalen Embryosack.

Scandicineae—Scandicinae.

Chaerophyllum. Zum Studium dieser Gattung gelangte Material zur Verwendung, das einem im hiesigen Botanischen Garten seit mehreren Jahren gezüchteten Exemplar von *Chaerophyllum aureum* L. entstammte. Ausserdem wurden einige *Carnoy*-fixierte Blüten von *Ch. temulum* L. untersucht.

Die abortierenden Samenanlagen blieben klein und undifferenziert. Unter der Epidermis konnten zuweilen einige ziemlich grosse, plasmareiche Zellen angetroffen werden. Wenn das Wachstum der Samenanlagen beendet ist, wird allmählich eine grosse Anzahl ihrer Zellen stark chromophil. In einigen Ovarien waren diese Samenanlagen ungewöhnlich gross geworden. Die hängende Samenanlage wächst rasch abwärts nach dem Boden des Ovariums zu und füllt dann den ganzen Merikarp (Fig. 6 *a*). Wenn das Integument angelegt wird, ist die Samenanlage nach der Scheidewand im Ovarium hin gebeugt. Im selben Masse, wie die Umbiegung der Samenanlage erfolgt, sodass deren Spitze einen Bogen in der Vertikalebene beschreibt und schliesslich aufwärts gerichtet ist, erweitert sich das Fruchtknotenfach. Die Wendung und das Wachstum der Samenanlage muss jedoch mitunter schneller erfolgen als das Wachstum des Ovariums, was zur Folge hat, dass der Nuzellus an die Fruchtwand stösst und stark gebogen wird. Nach der Umwendung der Samenanlage und dem Aufwachsen des Integuments ist die Biegung des Nuzellus ausgeglichen. In diesen frühen Entwicklungsstadien enthielt der Nuzellus eine Archesporzelle oder eine EMZ. Zuweilen waren neben dieser letzteren eine archesporähnliche Zelle oder zwei plasmareiche Zellen übereinander zu sehen. In der Chalaza zeichnet sich eine Gruppe von Zellen dadurch aus, dass sie Hämatoxylin stärker und stärker absorbieren, sodass sie in den Präparaten bald kohlschwarz aussehen.

Wenn das Integument in gleiche Höhe mit dem Nuzellusscheitel emporgewachsen ist, ist die EMZ geteilt und vier Makrosporen haben sich gebildet, die, solange sie jung sind, etwa gleiche Grösse haben und mit Zytoplasma gefüllt sind. Während das Wachstum der Samenanlage fortschreitet, indem das Integument über den Nuzellus hinüberwächst und einen ziemlich kurzen Mikropylenkanal bildet und der untere Teil der Samenanlage sich stark verlängert, unterliegen die Makrosporen immer manchen Veränderungen; aber nur in der halben Anzahl der Fruchtknoten, und auch da bloss in der Samenanlage des einen Merikarps, verdrängte die chalazale Makrospore den Nuzellus und bildete sich zum Embryosack aus; in den übrigen Samenanlagen bildete sich kein solcher. Von den verschiedenen Verhältnissen, die im Nuzellus herrschen können, seien nachstehende erwähnt. Manchmal degenerieren alsbald nach ihrer Bildung sämtliche Makrosporen. Gewöhnlich persistiert jedoch eine wechselnde Anzahl derselben; sie wachsen und verdrängen die benachbarten Zellen, und zwar so weit, dass eine der oberen Sporen ganz dicht am Integument liegen kann (Fig. 6 *b*), indem die Nuzellusepidermis lokal zerstört worden ist. Das Wachstum der Makrosporen hat auch eine Verschiebung ihrer

gegenseitigen Lage zur Folge, sodass einige nebeneinander zu liegen kommen. Auswachsende Makrosporen sind arm an Plasma.

Der Nuzellus ist nach Erreichung seiner vollen Grösse bedeutend breiter und zellreicher in seinem chalazalen Teil. Unter der chalazalen Makrospore lagen oft ein paar plasmareiche Zellen, und unter diesen lag jedesmal die erwähnte Gruppe chromophiler Zellen. Wenn die Makrosporen degenerierten, ohne dass sich ein Embryosack entwickelte, pflegte eine noch grössere Zahl von Nuzelluszellen chromophil zu werden. In einigen Samenanlagen fanden sich unterhalb der Makrosporen eine oder zwei grosse, plasmareiche Zellen mit ungewöhnlich grossem Kern, der die Eigentümlichkeit zeigte, dass sein Chromatin kontrahiert war, sodass es aussah, als ob der Kern sich in Synapsis befände (Fig. 6 *c*). Es handelte sich vielleicht um eine Art akzessorischer EMZ von ähnlicher Art wie die, die sich in einigen Samenanlagen von abweichendem Bau befanden, deren Beschreibung später folgt. Es ist ferner zu bemerken, dass der Nuzellus mitunter weniger als vier Makrosporen enthielt, also drei oder nur zwei, ohne dass die geringste Spur der fehlenden zu entdecken war. Möglicherweise hatten diese sich gebildet, waren aber bald völlig verschwunden; doch ist auch denkbar, dass die Makrosporenbildung unvollständig war.

Erfolgt die Entwicklung in normaler Weise, dann verdrängt der junge zweikernige Embryosack den Nuzellus ringsherum, doch bleiben die Aussenwände der Epidermiszellen als zusammenhängende Wand noch um den kürzlich ausdifferenzierten Embryosack stehen. Später wird sie jedoch undeutlich. Oberhalb des Eiapparates ist eine Kalotte des Nuzellus übriggeblieben. Der grosse basale Teil des Nuzellus bleibt in der Chalaza. Neu gebildet ist der Embryosack kurz, aber breit und von einer deutlichen Mantelschicht umgeben. In einem Embryosack war der chalazale Antipode zweikernig, sonst wurden nur einkernige beobachtet. Der Mikropylenkanal war ziemlich kurz und gebogen; die Samenanlage wächst unten sehr und erfüllt den Hohlraum des Merikarps trotz der starken Verlängerung des Fruchtknotens gleich nach der Blütenentfaltung, während der Embryosack verhältnismässig in geringerem Mass wächst. Bartsch (1882) hat diese Form der Samenanlage bei *Chaerophyllum* erwähnt. Irgendwelche Stadien bei oder nach der Befruchtung, die übrigens in diesem Material wahrscheinlich nicht eintrat, wurden nicht beobachtet.

Es war nämlich sehr starke Pollensterilität vorhanden. In der Tat wurde keine ältere Blütenknospe geschnitten, in der nicht der Pollen völlig degeneriert und eingetrocknet war. Der Kern der Pollenmutterzelle machte zwar Teilungen durch, aber diesen folgte keine Aufteilung des Zytoplasmas, sondern es bildeten sich vierkernige Pollenkörner. Auch drei-, zwei- und einkernige Pollenkörner wurden wahrgenommen. Derartige Störungen bei der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen pflegen gewöhnlich bei Bastarden vorzukommen, brauchen aber nicht immer anzudeuten, dass die von ihnen befallene Pflanze ein Bastard ist (vgl. Tischler 1922, Seite 430 ff). Sie können durch gewisse äussere Faktoren veranlasst werden, wie z. B. niedere Temperatur (Sakamura 1920), können aber auch, wie beispielsweise

bei *Geranium ibericum* (Beer 1921), bei einer sterilen Rasse einer sonst normaler Art vorkommen. Beer fand, dass von dieser Art, die in Armenien beheimatet ist, in englischen Gärten sowohl Exemplare mit ganz normaler Pollenentwicklung vorhanden waren als auch solche mit vollständiger Pollensterilität, mit unregelmässiger Chromosomenverteilung bei der Reduktionsteilung und ohne Wandbildung nach derselben. Die fertilen und sterilen Pflanzen waren im übrigen vollkommen gleich.

Aber auch unter den Samenanlagen treten ausser den schon beschriebenen auch noch andere Sterilitätserscheinungen auf. In mehreren Fruchtknoten kamen Samenanlagen von abweichendem Bau vor. Der Funikulus war gewöhnlich kurz und dick, auch das Integument war von ungewöhnlicher Dicke. Der Nuzellus war sehr breit und äusserst zellreich (Fig. 6 *e*). In der Chalaza befanden sich stets chromophile Zellen. Man konnte Samenanlagen antreffen, in denen der Nuzellus gänzlich steril war und weder EMZ noch Makrosporen hatte. Figur 6 *d* wiederum zeigt einen Nuzellus, der vier EMZ enthielt, deren Kern in Synapsis war und die unten im Nuzellus lagen. Sie waren kleiner als gewöhnliche EMZ und können als akzessorische EMZ bezeichnet werden. Abnorme Samenanlagen mit einer einzigen derartigen akzessorischen EMZ oder mit mehreren grossen, plasmareichen Zellen, deren Kerne keine andere Eigentümlichkeit aufwiesen, als dass sie ungewöhnlich chromatinreich erschienen, wurden ebenfalls wahrgenommen. In diesen soeben beschriebenen Samenanlagen war das Integument noch nicht über den Nuzellus gewachsen. Indes wurden auch abnorme Samenanlagen gefunden, in denen das Integument um den Nuzellus herumgewachsen war, wobei in einigen Fällen der Mikropylenkanal zugewachsen war, während er in anderen sichtbar war, aber nicht oberhalb des Nuzellusscheitels, sondern seitlich lag. Der Nuzellus war hier länger. In Figur 6 *f* sieht man den oberen Teil eines Nuzellus mit einer grossen zweikernigen Zelle, deren beide Kerne in gleicher Höhe liegen. Die Zelle lag nicht in der Mitte des Nuzellus, sondern an der Epidermis, und Reste zerstörter Zellen lagen um sie herum. Eine andere Samenanlage mit einer Zelle von gleichem Aussehen, doch mit nur einem Kern, wurde angetroffen. In anderen Fällen lag eine solche einkernige Zelle direkt im Scheitel des Nuzellus, wo sonst die EMZ zu liegen pflegt. Ob die zuletzt beschriebenen Zellen, die wohl am ehesten den Charakter zwei- bezw. einkerniger Embryosäcke haben, von den erwähnten EMZ herstammen — die, wie vorher beschrieben, manchmal in Samenanlagen mit normaler Makrosporentetrade sichtbar sind —, das dürfte ungewiss sein. Man hat es stattdessen hier vielleicht mit »aposporen Embryosäcken» zu tun, die durch direkte Umwandlung aus einer sterilen Nuzelluszelle entstanden sind. Ob sich diese Zellen weiterentwickeln können, kann nicht gesagt werden; wahrscheinlich degenerieren sie.

Abnormitäten konnten zuweilen bei grösseren Teilen des Fruchtknotens vorkommen — es ist zu bemerken, dass in den untersuchten Blüten stets beide Samenanlagen abweichend gebaut waren, nicht nur die eine —, indem die aufsteigenden Samenanlagen dort ungewöhnlich gross waren oder die normale Samenanlage aufwärts in den oberen Teil des Ovariums gewachsen war, wo sie sich nicht entwickeln

konnte, sondern degenerierte; oder es war ausser den vier gewöhnlichen Samenanlagen noch eine fünfte vorhanden, die ebenfalls am Karpidenrand inseriert, aber in der Blüte zwischen den beiden Griffeln gerade in die Höhe gewachsen war. In dieser Samenanlage war das Integument ein kurzes Stück ausgewachsen. Zuweilen war der Raum in den Ovarien, die abweichend gebaute Samenanlagen enthielten, bedeutend enger als in den normalen.

In der pflanzenembryologischen Literatur finden sich einige Angaben über Samenanlagen von abweichendem Bau, die bei einer Pflanze vorkommen können, und

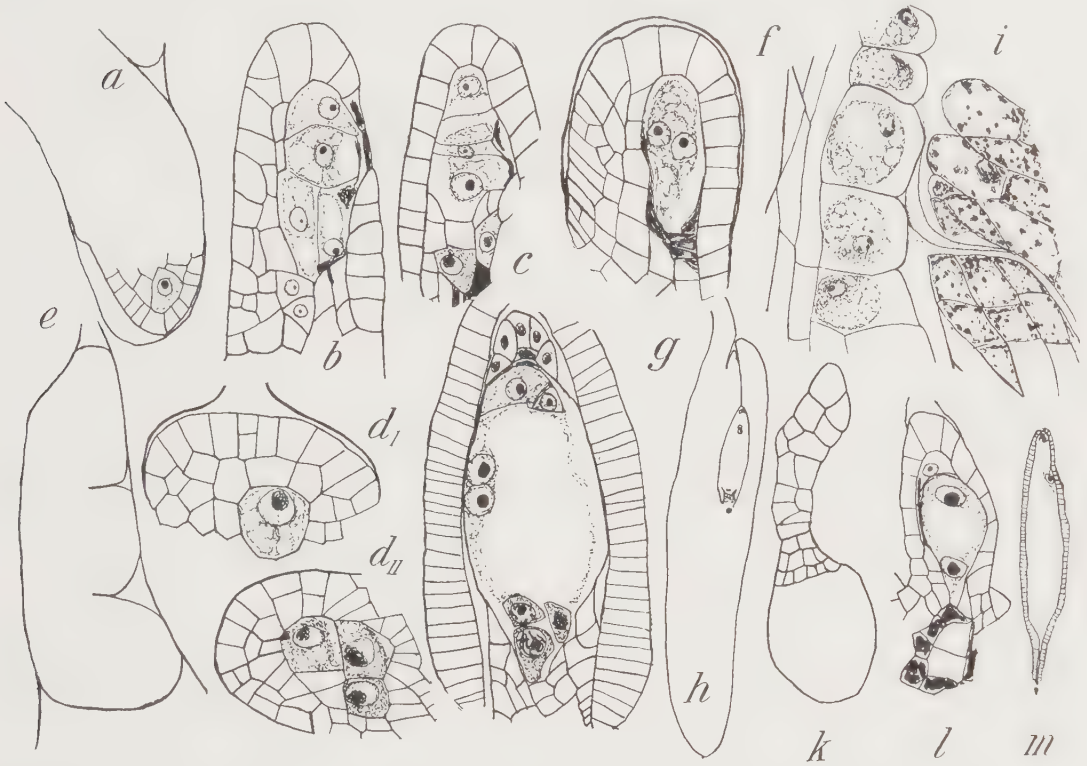


Fig. 6. *a—f Chaerophyllum aureum.* *a* Fruchtknotenfach mit auswachsender Samenanlage. × 300. *b, c* Nuzellus mit Makrosporen. × 500. d_I d_{II} Abnormer Nuzellus mit 4 EMZ. × 500. *e* Abnorme Samenanlage. × 225. *f* Oberteil eines abnormen Nuzellus. × 500. *g—k Anthriscus silvestris.* *g* Neugebildeter Embryosack; der Kern des einen Antipoden in Prophase. × 500. *h* Samenanlage unmittelbar vor der Befruchtung. × 45. *i* Mikropylenöffnung mit Pollenschlauch. × 500. *k* Embryo. × 300. *l—m Physocaulis nodosus.* *l* Nuzellus mit zweikernigem Embryosack. × 500. *m* Embryosack, von Mantelschicht umgeben; die chromophilen Zellen in der Chalaza noch sichtbar. × 80.

in einigen Fällen waren ähnliche Abweichungen wie bei *Ch. aureum* zu finden. Schnarf (1922) hat solche kürzlich bei einigen *Viola*-Bastarden beschrieben und Täckholm (1915) mehrere solche bei einer *Godetia*-»Gloriosa»-Form und bei den Samenanlagen der parthenokarpen *Fuchsia*-Form »Marinka». Der letztgenannte Forscher gibt auch eine Literaturzusammenstellung und -besprechung.

Dass alle die beschriebenen Sterilitätserscheinungen daher rühren, dass das untersuchte Exemplar ein Bastard war, ist nicht wahrscheinlich. Solche sind bekanntlich innerhalb der Familie höchst selten, finden sich aber doch z. B. bei *Eryngium* (Wolf 1913). Eher hat man vielleicht an eine »sterile Rasse» zu denken. Bei *Ch. temulum* kamen keine solchen Abweichungen vor. Die Befruchtung erfolgte hier in normaler Weise.

Anthriscus. Von wildwachsendem *Anthriscus silvestris* Hoffm. wurden eine Anzahl Fixierungen angefertigt. Männliche Blüten kommen in grosser Zahl vor (vgl. Petersen 1914); in ihnen wird stets eine Vertiefung wie in zwitterigen Blüten im Blütenboden angelegt, sie bildet sich aber hier nie als normales Ovarium aus, sondern bleibt sehr klein. In einigen Zwischenformen zwischen männlichen und zwitterigen Blüten wurde der Fruchtknoten grösser, und in seinem Innern bilden sich die vier Samenanlagen aus, die jedoch rudimentär sind; ein Integument wurde nicht angelegt, aber eine deutliche Archesporzelle war vorhanden.

Die Embryosackentwicklung scheint bei *Anthriscus* rasch zu erfolgen. Samenanlagen mit EMZ sind leicht zu erhalten, aber es ist schwerer, der folgenden Stadien der Entwicklung bis zur Bildung des Embryosacks habhaft zu werden, die lange vor dem Aufblühen erfolgt. Vier Makrosporen wurden beobachtet, von denen die chalazale sich zum Embryosack ausbildete, während eine der übrigen eine Zeitlang persistierte und einigemal oberhalb des Eiapparats des neugebildeten Embryosackes beobachtet werden konnte. Der Nuzellus war wie bei *Chaerophyllum*, also breit und zellreich in seinem chalazalen Teil. Die Epidermiszellen in seinem Scheitel waren gross und konnten sich teilen. Der vierkernige Embryosack zerstört den Nuzellus ringsherum, der Scheitel bleibt jedoch lange bestehen und ist noch nach der Befruchtung über dem Eiapparat sichtbar. Über das Verhalten der Makrosporen ist wenig zu sagen, weil in den Präparaten eine Menge sehr dunkel gefärbter Zellen im Nuzellus lagen und jene verdeckten. Derartige Zellen befanden sich auch in den benachbarten Teilen des Integumentes, und möglicherweise kommt ihre Chromophilie daher, dass sie beim Fixieren irgendwie zerstört wurden.

Der neugebildete Embryosack ist wie bei *Chaerophyllum* kurz und ziemlich breit, und von einer deutlichen Mantelschicht umgeben (Fig. 6 *g*). Die Synergiden sind nach ihrer Bildung ungefähr wie Quadranten geformt, die ihre ebenen Flächen gegeneinander und nach dem Embryosack hin wenden. Nach und nach verlängern sie sich stark, in ihrem Unterteil entsteht eine kleine Vakuole, und ihr Zytoplasma wird dichter und chromophiler. Die Eizelle ist, neugebildet, bedeutend kleiner als die Synergiden. Im Längsschnitt ist sie dann dreieckig, die eine Seite liegt nach der Seitenwand des Embryosacks zu. Diese Seite wird ihre Insertionsbasis, nachdem eine Längenstreckung der Eizelle stattgefunden hat. Die Polkerne wandern auf einander zu und wurden im Kontakt in dem unteren Teil des Embryosacks beobachtet. Sie wandern zusammen in den Embryosack hinauf, und es dauert lange, bevor sie verschmelzen. Dies ist indes in der Regel kurze Zeit nach der Anthese geschehen, erfolgt aber manchmal auch noch später. Die drei Antipoden haben in

der Regel je zwei Kerne, die gleichgross und regelmässig sind. In älteren Embryosäcken enthielten jedoch die Antipoden immer nur einen einzigen, stark chromophilen Kern, der immer bedeutend grösser ist als der ursprüngliche Antipodenkern; die beiden Kerne waren also verschmolzen. Das Zytoplasma der Antipoden ist ebenfalls stark chromophil.

Recht lange Zeit vergeht jedesmal zwischen Anthese und Befruchtung, was daran liegt, dass die Blüten wie bei den meisten Umbelliferen stark protandrisch sind. Inzwischen wächst der Fruchtknoten bedeutend, und im selben Masse tut dies die Samenanlage, die dabei das gleiche Aussehen erhält wie bei *Ch. aureum* (Fig. 6 *h*). Das Wachstum des Embryosacks ist verhältnismässig geringer sowohl jetzt wie auch in der ersten Zeit nach der Befruchtung. Die Zellen der Mantelschicht sind jetzt weniger deutlich, sie sind bei der Befruchtung tangential gestreckt und sehr plasmareich. Sie persistieren noch einige Zeit nach der Befruchtung, und die angrenzenden Teile des Integuments wurden aufgelöst, bevor die Mantelschicht verdrängt wurde. Der Mikropylenkanal ist ziemlich kurz und nach dem Funikulus zu einwärts gebogen. Die Zellen der Samenanlage um die Mikropyle sind vergrössert. Stärke ist im Funikulus enthalten, auch in seiner Epidermis, und später ebenfalls im Integument.

Das Empfangsgewebe auf den Narben besteht aus dem bei den Umbelliferen gewöhnlichen Prismenepithel (vgl. Jochmann 1855, Behrens 1875); die Epidermiszellen sind also nicht papillenförmig. Der Pollenschlauch ist dünn und undeutlich. In dem keulenförmigen Oberteil des Griffels war er zwischen den dort befindlichen plasmareichen, langgestreckten, gegen das Empfangsgewebe pinselartig divergierenden Zellen sichtbar. Die Zellen des leitenden Gewebes sind im unteren Teil des Griffels sehr lang und plasmareich und haben langgestreckte, chromatinreiche Kerne. Hier ist es unmöglich, den Pollenschlauch zu entdecken. Einige Zellen sind zerstört, nachdem er an ihnen vorbeigewachsen ist. Die Integumentepidermiszellen der kleinen abortierten Samenanlagen werden kurz vor der Befruchtung plasmareich, und die auf der der Scheidewand zugekehrten Seite dieser Samenanlage befindlichen verlängern sich sehr und bilden einen Teil des leitenden Gewebes für den Pollenschlauch. Die Epidermis des Funikulus ist auch als leitendes Gewebe ausgebildet und besteht aus plasmareichen, kubischen Zellen mit zur Zeit der Befruchtung verdickter Aussenwand. Beim Übergang zur Mikropyle ist der Pollenschlauch am besten sichtbar (Fig. 6 *i*). Die Befruchtung konnte niemals studiert werden, da der Oberteil des Embryosacks immer schlecht fixiert war. Der Pollenschlauch drang durch die persistierende Nuzellusepidermis hindurch. In der Chalaza erscheinen bald die persistierenden Nuzelluszellen nebst den angrenzenden Integumentzellen als ein Komplex kleiner Zellen — die Hypostase. Die chromophilen Zellen blieben ebenso wie die Antipoden ziemlich lange sichtbar. Die Endospermkerne sammeln sich in grösserer Menge unter der Eizelle. Erst nachdem der Embryosack mit Endospermgewebe gefüllt ist, wächst dieses in grösserem Umfange in zentrifugaler Richtung und verdrängt das Integument. Die Embryobildung schien in der bei den

Umbelliferen üblichen Weise zu erfolgen. In einer Samenanlage, in der das Endospermgewebe den ganzen Embryosack ausfüllte, fand sich ein Embryo, der nur acht Zellen besass. In einigen Fällen wurde der Embryosack nicht befruchtet. Trotzdem wuchs er stark, ehe er degenerierte, die Zellen des Eiapparats wurden dann sehr plasmaarm, die Eizelle dennoch gross. Der Embryo hat einen recht langen, meist gebogenen Suspensor von der Breite einiger Zellen (Fig. 6 *k*).

Schliesslich sei erwähnt, dass Petersen (1914) einige Angaben über den Embryosack macht, wo er Antipoden, Zentralkern und Eiapparat gesehen hat. Nach ihm vergehen vierzehn Tage von der Befruchtung bis zum Beginn der Entwicklung des Embryos und 3 bis 4 Wochen bis zur Reife der Frucht.

Physocaulis. Von *Physocaulis nodosus* Tsch. standen eine Anzahl Blütenknospen und junge Früchte zur Verfügung. Der Nuzellus ist sehr klein, seine Zellen ebenfalls. Zuweilen sieht es aus, als bildeten sich mehr als vier Makrosporen bei der Teilung der EMZ, aber wahrscheinlich handelt es sich da um eine Verwechslung mit sterilen Zellen. Der zweikernige Embryosack liegt innerhalb des Nuzellus (Fig. 6 *l*), aber der vierkernige verdrängt ihn. Die Mantelschicht ist dann sehr gut entwickelt und besteht aus grossen Zellen mit grossen Kernen. In diesem Stadium ist der Embryosack sehr klein; der fertige Embryosack vergrössert sich jedoch ganz bedeutend. Eigentümlich ist, dass die Antipoden nicht zu erkennen waren; sie sind vielleicht sehr ephemer. In der Chalaza ist kaum ein Rest vom Nuzellus übrig. Die Samenanlage hat dasselbe Aussehen wie bei *Chaerophyllum* und *Anthriscus*. Eine Eigentümlichkeit ist hier, dass der chalazale Teil des Embryosacks, wenn dieser älter ist, sehr schmal ist (Fig. 6 *m*).

Myrrhis. Bei *Myrrhis odorata* Scop. erfolgt die Entwicklung der Blüten ebenso wie bei *Anthriscus* sehr schnell, wozu noch kommt, dass in der Hauptdolde die meisten, in den seitlichen Dolden alle Blüten nur männliche Sexualorgane hatten, sodass es schwer ist, alle Entwicklungsstadien zu erhalten. Wenn sich Ovarien bilden, hört oft nach einiger Zeit die Entwicklung der Samenanlagen auf. In den Samenanlagen ist der Nuzellus zuerst ziemlich klein, aber während und nach der Teilung der EMZ wächst er stark durch zahlreiche Teilungen der sterilen Zellen, sodass er später gross und vielzellig wird. Die Epidermiszellen im Nuzellusscheitel werden gewöhnlich recht frühzeitig durch perikline Wände geteilt, sodass sich sterile Zellen über die Makrosporen lagern. Oft kommt es vor, dass sich die EMZ nicht teilt, sondern degeneriert, nachdem sie einige Zeit persistiert hatte. Die Teilungen im Nuzellus aber gehen weiter, und die kleine EMZ liegt dann ganz und gar eingebettet in dem sterilen Gewebe. Man findet auch Dyadenzellen und Makrosporen mit zusammengeschrumpftem, degeneriertem Zytoplasma, aber mit deutlichen Kernen, eingeklemmt in das Nuzellusgewebe (vgl. Fig. 7 *a*).

Die Kernteilungen im vierkernigen Embryosack wurden beobachtet (Fig. 7 *b*) Von den beiden chalazalen Kernspindeln fällt die untere mit der Längsrichtung des Embryosacks zusammen, die obere, die schräg darüber lag, bildete einen Winkel mit ihr; von den beiden im oberen Ende des Embryosacks lag die eine weiter

unten, die andere lag horizontal und rechtwinklig zu den übrigen. In den chalazalen Kernspindeln waren die Chromosomen ein Stück auseinandergerückt, während dies in den oberen noch nicht der Fall war. Der Embryosack ist grösser als bei den vorher behandelten Gattungen der Gruppe, sieht aber ebenso aus. Die Polkerne verschmelzen rasch. Der Kern der Antipoden teilt sich in der Regel. Doch pflegt diese Teilung in dem einen der drei Antipoden oft auszubleiben; sein Kern ist dann anfangs grösser als die der andern. Der Embryosack ist wie bei *Anthriscus* lange vor der Befruchtung gebildet, und sowohl Samenanlage wie Embryosack wachsen ganz bedeutend, ehe sie erfolgt. Der Abstand vom unteren Ende des Embryosackes bis zur Spitze der Samenanlage ist auch hier gross, aber relativ kleiner als bei den drei vorhergehenden Gattungen.

Während der Endospermbildung sammelt sich Endosperm in grösserer Menge im oberen Ende des Embryosacks. Mantelschicht, Hypostase u. s. w. sind wie bei *Anthriscus*. Die Eizelle war ungeteilt aber gross, als die Zellbildung im Endosperm in vollem Gang war. Ob dies das gewöhnliche Verhalten ist, mag dahingestellt bleiben. Die Endospermzellen oben im Embryosack waren dann mit Zytoplasma gefüllt, während die an den übrigen Stellen ziemlich plasmaarm waren.

Scandix. Von dieser Gattung wurde hauptsächlich *Scandix macrorhyncha* C. A. Mey. untersucht und ausserdem einige Früchte von *Sc. Pecten-Veneris* L. Einige Verschiedenheiten gegenüber den vorher beschriebenen Arten dieser Gruppe wurden gefunden. Der Raum im Fruchtknoten war immer eng. Die Samenanlagen haben einen kurzen Nuzellus mit verhältnismässig grosser und breiter EMZ. Der Nuzellus bleibt auch nach dem Wachsen klein, das Integument geht ungefähr in der Höhe des unteren Endes der chalazalen Makrospore in den Nuzellus über, während bei *Chaerophyllum*, *Anthriscus* und *Myrrhis*, aber nicht bei *Physocaulis*, ein grosser, zellreicher basaler Teil des Nuzellus sich unter ihr befand. Der Nuzellus ist schwach kampylotrop. Chromophile Zellen treten in der Chalaza erst spät auf, wenn die Makrospore zum Embryosack auswächst. Dann unterliegen nämlich einige Zellen gewissen Veränderungen, indem chromophile Körner in ihnen auftreten und ihre Kerne chromatinreich sind. Nach einiger Zeit sind die Zellen sehr stark chromophil, aber man kann den Kern eine Zeitlang als dunkleren Klumpen unterscheiden. Der Funikulus ist anfangs kurz, seine Längenzunahme beginnt ungefähr gleichzeitig mit der Makrosporenbildung. Der zweikernige Embryosack erfüllt den ganzen Nuzellus (Fig. 7 *c*), und man kann da oft keine Reste der übrigen Sporen entdecken. Die Epidermiszellen oberhalb desselben sind frühzeitig zusammengedrückt und zeigen geringere Widerstandskraft als bei den vorher beschriebenen Gattungen dieser Gruppe. In dem vierkernigen Embryosack liegen die unteren Kerne übereinander (Fig. 7 *d*).

Ein paar Anomalien wurden in Blütenknospen von ähnlichem Entwicklungsstadium angetroffen. Eine Samenanlage war missgebildet (Fig. 7 *e*), indem das Integument aussen nur wenig entwickelt und bloss ein kurzes Stück ausgewachsen war. Auf der Funikulusseite jedoch war es sehr kräftig entwickelt. Der Nuzellus

war von dem zweikernigen Embryosack durchbrochen worden, der mit seinem oberen Teil in dem Hohlraum des Ovariums lag, da das Integument ja nicht um den Nuzellus herumgewachsen war. In einem andern Merikarp war die abwärtshängende Samenanlage degeneriert, die aufsteigende war ungewöhnlich kräftig und hatte ihren Platz ausserhalb des Ovariums zwischen den beiden Griffeln. Das Integument dieser Samenanlage war unentwickelt, der Funikulus kräftig, der Nuzellus enthielt eine Anzahl grosser Zellen, von denen zwei oder drei Makrosporen zu sein schienen.

Der Embryosack ist klein und ziemlich reich an Plasma, die Mantelschicht stets wenig entwickelt. Nur einkernige Antipoden waren zu sehen. Die Samenanlage ist kurz, verlängert sich aber allmählich, wobei jedoch der Embryosack in gleichem Masse wächst wie jene. Oberhalb des engen Mikropylenkanals bildet sich auf dem Funikulus ein grosser Obturator, der quer über die Mikropyle hinüberschiesst (Fig. 7 *f*). Der Pollenschlauch war wenig deutlich, Stücke von ihm waren am unteren Teil des Funikulus sichtbar. Dessen Oberfläche war mit stark tangential gestreckten, nicht plasmareichen Zellen bedeckt; diese hatten verdickte Aussenwände, die die Fruchtwand unmittelbar berührten. Der Pollenschlauch wuchs an dem Obturator entlang bis hinab an dessen unteren Rand und dann zwischen Obturator und Integument bis an den engen, kaum gebogenen Mikropylenkanal. Die Befruchtung wurde nicht beobachtet; in Embryosäcken, die nur ganz wenige Endospermkerne enthielten und also eben erst befruchtet waren, war keine der Synergiden chromophil. In beiden war jedoch die Vakuole verschwunden und das Zytoplasma desorganisiert, und in der einen erscheint der Kern als schwarzes Klümpchen. Irgendwelche Spur von dem Schlauchkern war dagegen nicht zu sehen. Bei anderen Pflanzen wurde er in der zerstörten Synergide beobachtet (Juel 1907, Dahlgren 1916). Schon vor der Befruchtung hat der Embryosack ganz bedeutend zu wachsen angefangen, vor allem in die Länge, aber auch in die Breite. Der oberste Teil des Embryosacks erweitert sich nicht, sondern zeigt sich wie ein schmalerer Teil, der von Zytoplasma mit zahlreichen Endospermkernen erfüllt ist, während an den Seiten des Embryosacks nur eine Lage Endospermkerne vorhanden ist (Fig. 7 *f*). Die Mantelschicht wird sehr schnell zerstört, um den Eiapparat herum bleibt sie jedoch noch etwas länger sichtbar.

Molopospermum. Einige reichlich fruktifizierende Exemplare von *Molopospermum cicutarium* DC. im hiesigen Botanischen Garten lieferten das Untersuchungsmaterial. Eine Eigentümlichkeit dieser Pflanze war, dass die aufsteigenden Samenanlagen bedeutende Grösse erreichten und sich in ihnen oft ein Embryosack bildete. Zunächst sei aber eine Beschreibung der hängenden Samenanlagen gegeben. Der Nuzellus ist ziemlich zellreich, und eine bis drei Schichten steriler Zellen waren zwischen die EMZ und die Epidermis eingeschoben. In einigen Samenanlagen degenerierte die EMZ und wurde von dem sterilen Nuzellusgewebe verdrängt. Gewöhnlich bilden sich jedoch vier Makrosporen, von denen die chalazale am längsten und schmalsten ist. Eine schräge Wand trennt oft die beiden obersten. Nachdem

das Integument um den Nuzellus herumgewachsen ist, sind die Epidermiszellen, besonders im Scheitel des Nuzellus, bald mehr oder weniger verlängert, ungefähr ebenso, wenn auch in geringerem Masse, wie bei *Didiscus*. In etwas späteren Stadien sind sie jedoch mehr oder weniger zusammengesunken. Der Nuzellus wird gewöhnlich erst an der einen Seite zerstört, bald aber folgt der ganze Oberteil und

Fig. 7. *a—b Myrrhis odorata.* *a* Nuzellus mit EMZ, deren Kern sich geteilt hat. Degeneration. × 500. *b* Kernteilungen im Embryosack. × 500. *c—f Scandix macrorhyncha.* *c* Nuzellus mit zweikernigem Embryosack. × 500. *d* Samenanlage mit vierkernigem Embryosack. × 225. *e* Teil einer missgebildeten Samenanlage. × 225. *f* Samenanlage. Endosperm. Der Weg des Pollenschlauchs ist markiert. × 65. *g—k Molopospermum cicutarium.* *g* Samenanlage mit Embryosack. × 45. *h* Aufsteigende Samenanlage mit zweikernigem Embryosack. × 225. *i* Desgl. Gefässstrang markiert. Der in der Figur gezeichnete Zwischenraum zwischen Samenanlage und Fruchtwand ist in Wirklichkeit nicht vorhanden. × 45. *k* Desgl. Der Embryosack wandert aus. × 300.

auch der Scheitel. Auf der Seite, auf der die Zerstörung langsamer erfolgte, findet man oft eine Makrospore, wahrscheinlich die dritte, an der Seite des fertiggebildeten Embryosacks. Wenn der Embryosack älter ist, sieht man diese Spore weiter unten an seiner Basis, da hauptsächlich sein oberer Teil gewachsen ist. Ein Stück unter dem einkernigen Embryosack fanden sich in der Chalaza ein paar Mal eine oder

zwei sehr vergrösserte, plasmareiche Zellen. Offenbar waren ein paar gewöhnliche Zellen gelegentlich hypertrophiert, denn sie lagen an einer Stelle, an der der Nahrungsstrom von der Chalaza nach dem Nuzellus hinaufgeht. Die bei den anderen Apioideen in der Chalaza vorkommenden chromophilen Zellen waren bei dieser Art nicht vorhanden.

Der fertiggebildete Embryosack ist gross und von einer gut entwickelten Mantelschicht von plasmareichen, radial verlängerten Zellen umgeben. Oberhalb des Eiapparats ist kein Nuzellusrest vorhanden, wohl aber ist in der Chalaza noch ein bedeutender Teil übrig, in welchem die Antipoden hineingesteckt liegen. Diese werden zweikernig, in dem chalazalen wurden sogar drei Kerne beobachtet. In älteren Antipoden ist ein einziger stark chromophiler Kern. Ein Antipode wurde beobachtet, in dem der Kern seine Membran verloren hatte, sodass eine Gruppe chromatischer Körnchen frei in der Zelle lag. Die Polkerne verschmelzen rasch. Die Samenanlage ist sehr gross, ihr Unterteil ist nicht verlängert (Fig. 7 *g*). Der Mikropylenkanal ist sehr lang und nach dem Funikulus zu gebogen. Die Befruchtung muss spät eintreten, auch in ziemlich grosse Früchten war sie noch nicht erfolgt. Hofmeister (1858) hat einige kurze Angaben über die Entwicklung nach der Befruchtung bei dieser Art gemacht.

Die beiden anderen Samenanlagen wachsen anfangs aufwärts nach dem Dach des Ovariums. Der Funikulus ist kurz, aber dick; in ihm bildet sich ein kräftiges Gefässbündel aus. Das Integument ist dick und während des Aufwachsens niedriger auf der der Fruchtwand zugekehrten Seite der Samenanlage. Der Nuzellus stösst in jüngeren Stadien an die Fruchtwand und ist mehr oder weniger gebogen. Er enthält eine EMZ, deren Kern in verschiedenen Prophasenstadien — Pachynema, Diakinese — gesehen wurde, der aber immer kleiner war als der Kern in der EMZ der normalen Samenanlage. Dass auf die Teilung des EMZ-Kerns eine Chromosomenreduktion folgt, ist demnach wahrscheinlich. Das dicke Integument wächst in den meisten Fällen um den Nuzellus herum (Fig. 7 *h*) und so, dass ein Mikropylenkanal nicht entdeckt werden kann. Der Funikulus krümmt sich jetzt, und der Nuzellus der Samenanlage ist deshalb auswärts anstatt aufwärts gerichtet (Fig. 7 *i*). In der Samenanlage bilden sich Makrosporen, zuweilen sind es weniger als vier. Ihre gegenseitigen Grössenverhältnisse variieren, der chalazale scheint in der Regel Embryosack zu werden, doch kann dieser wahrscheinlich zuweilen aus einer der anderen entstehen. Die Entwicklung erfolgt wie in den normalen Samenanlagen, und ebenso wie dort wird der Nuzellus zuerst auf der einen Seite zerstört; hierbei fanden sich in einer Samenanlage neben dem zweikernigen Embryosack, dessen Kerne gerade in Teilung begriffen waren, zwei intakte Makrosporen. Einige Samenanlagen wurden beobachtet, in denen das Wachstum des Integumentes aufgehört hatte, sodass es nicht über den Nuzellus gewachsen war. Trotzdem wuchs der Embryosack aus, zerstörte den Nuzellus und wuchs im Hohlraum des Ovariums in der Richtung nach dessen Dach (Fig. 7 *k*). Der fertige Embryosack scheint oft gekrümmt zu sein, er enthält Eiapparat, Zentralkern und ziemlich grosse, zwei-

kernige Antipoden. In der Chalaza findet man einen grossen Überrest des Nuzellus. Die Mantelschicht ist um den oberen Teil des Embryosacks nicht ausgebildet, ihre Zellen sind umso mehr radial verlängert, je näher sie an der Chalaza liegen.

In den aufsteigenden Samenanlagen kommen oft Anomalien vor, z. B. Embryosäcke mit nur einem grossen Kern, mit degenerierten Zellen u. a. Es ist nicht undenkbar, dass eine aufsteigende Samenanlage befruchtet werden kann; in dem untersuchten Material waren jedoch die Embryosäcke in den ältesten Früchten in Degeneration, und vielleicht kann der Pollenschlauch nicht durch das zugewachsene Integument hindurchdringen. Schliesslich sei erwähnt, dass in zahlreichen Fällen diese Samenanlagen in einem frühen Entwicklungsstadium verblieben und abortierten; etwa nur ein Drittel der Samenanlagen entwickelten einen vollkommen fertigen Embryosack. Die Ausbildung der aufsteigenden Samenanlagen bei *Molopospermum* ist natürlich nicht von derselben Art wie die Anomalie, die bei verschiedenen Umbelliferen beschrieben wurde und die darin besteht, dass die in normalen Fällen abortierende Samenanlage gelegentlich in den Merikarp hinunterwachsen und dort eine genau ebensolche Ausbildung erhalten kann wie die normale (siehe *Drusa*).

Scandicineae—Caucalinae.

Torilis. Bei *Torilis nodosa* Gaertn. sind die rudimentären Samenanlagen ziemlich gross; sie haben einen breiten Nuzellus während das Integument sich besonders auf der abaxialen Seite der Samenanlage entwickelte. Der Nuzellus enthielt oft eine EMZ mit Kern in Synapsis. In etwas älteren Stadien war oft statt ihrer eine grosse plasmareiche Zelle mit grossem Kern ohne Prophasenstruktur vorhanden (Fig. 8 *a*). Ob dies ein einkerniger Embryosack war, lässt sich nicht sagen. Jene Zelle war wahrscheinlich durch direkte Umwandlung der EMZ entstanden, indem deren Kern von neuem in das Ruhestadium übergegangen war wie z. B. bei gewissen apogamen Pflanzen (Strasburger 1910). In zahlreichen Blütenknospen bildeten sich hier plasmaarme Makrosporen. Bei der Anthese sind sie degeneriert. Die Zellen der Samenanlage sind dann arm an Plasma mit Ausnahme der Integumentepidermiszellen, die plasmareich sind. Die Samenanlage füllt dann noch den oberen Teil des Merikarps aus.

Die erste Entwicklung der hängenden Samenanlagen erfolgt sehr früh. In den kleinsten untersuchten Blütenknospen waren die Makrosporen bereits gebildet. Der Nuzellus war auch in seinem basalen Teil klein und schmal. Von den degenerierenden Makrosporen persistiert in der Regel die oberste am längsten; sie verwandeln sich direkt in stark färbbare Massen, ohne zu wachsen. Der Nuzellus wird ringsherum zerstört, auch im Scheitel, und danach beginnt das Hauptwachstum des Embryosacks. Nach den letzten Kernteilungen liegen die vier Kerne in jedem Ende sehr dicht beisammen. Die Synergiden sind lang und spitz, in der Eizelle sind keine chromophilen Körnchen, die Polkerne verschmelzen in der Mitte des Embryosacks, wo der Zentralkern eine Zeitlang liegen bleibt, bevor er seinen Platz am

Eiapparat einnimmt. Der obere Polkern war ein grosses Stück gegen die Chalaza gewandert, während der untere noch auf seinem ursprünglichen Platze lag. Die Antipodenkerne teilen sich in der Regel, wobei die höchste beobachtete Kernzahl in einem Antipoden vier betrug. Der Embryosack ist lange vor der Anthese gebildet und wächst die ganze Zeit weiter. Die Mantelschichtzellen sind plasmareich, aber ziemlich klein. In der Chalaza ist ein ganz kleiner Überrest des Nuzellus vorhanden. Die Griffel sind sehr kurz, wachsen nach der Anthese nicht aus, und schon früh finden sich gekeimte Pollenkörner auf den Narben. Das Leitungsepithel auf dem Funikulus besteht aus sehr plasmareichen Zellen.

Während der Endospermbildung sammelt sich im oberen Teil des Embryosacks eine grosse Menge Zytoplasma mit zahlreichen Kernen. Hier sind später die Endospermzellen sehr reich an Plasma. Die zentrale Vakuole war noch nicht mit Endosperm gefüllt, als auf der Rapheseite des Samens drei Schichten Endospermzellen (eine aus plasmareichen Zellen, eine aus plasmaarmen, verlängerten und eine innerste aus plasmaarmen, kurzen Zellen) und auf seiner Dorsalseite zwei Zellschichten (beide plasmaarm, die innere verlängert) gebildet waren; ein fünfzelliger Embryo war zwischen den plasmareichen Endospermzellen im oberen Teil dieser Samenanlage eingebettet. Tafelfigur *a* zeigt einen Embryo mit zwei langen Keimblättern und zwischen ihnen die Plumula, das fertig gebildete Endosperm ist ebenfalls sichtbar.

Orlaya. Untersucht wurden *Orlaya grandiflora* Hoffm. und *O. platycarpa* Koch. In den männlichen Blüten bildet sich eine kleine Vertiefung im Blütenboden, aber keine Griffel. In den zwitterigen Blüten hatten die aufsteigenden Samenanlagen dieselbe Grösse wie bei *Torilis* und enthielten jung eine EMZ. Nach einiger Zeit ist wie bei *Astrantia* u. a. die EMZ verschwunden, und eine Gruppe von Zellen in der Chalazaregion der Samenanlage wird stark chromophil. Kurz vor der Befruchtung sind sämtliche Nuzelluszellen stark chromophil, und es werden — wie bei vielen anderen Umbelliferen — ihr Inhalt wie ihre Wände von Phlorogluzin-Salzsäure stark gefärbt, während sich dagegen das Integumentgewebe jetzt noch weiter entwickelt, indem die Zellen noch mehr als bei *Torilis* auf der Innen- und Unterseite der Samenanlage stark verlängert und plasmareich werden.

In den hängenden Samenanlagen war der Nuzellus grösser und zellreicher als bei *Torilis*. Im Scheitel des Nuzellus waren bei *O. platycarpa* die Epidermiszellen grösser als bei *O. grandiflora* und konnten sich teilen. Oberhalb des jungen Embryosacks finden sich kurze Zeit Epidermisreste, und manchmal kann eine Spore persistieren. Der vierkernige Embryosack ist sehr schmal; die Erweiterung des Raumes im Integument erfolgt erst nach einiger Zeit. Da erweitert sich auch der Teil des Integuments, der an dem ziemlich grossen basalen Nuzellusteil liegt, und dieser schiebt sich dann frei in den Embryosack hinein (Fig. 8 *b* und *c*). Auf ihm liegen die Antipoden, und die Bildung erhält dadurch Ähnlichkeit mit dem Postament der Ranunculaceen, das jedoch im Nuzellus liegt und sich durch Fortschmelzen der angrenzenden Teile des Nuzellus bildet (Huss 1906). Der Kern der Antipoden teilt sich, und diese werden oft dreikernig. Zur Zeit der Befruchtung verschmelzen

die Kerne. Die Mantelschicht ist schwach entwickelt, ihre Zellen nicht plasmareich. Der Embryosack ist lange vor der Anthese gebildet und wächst, bevor sie eintritt, ebenso wie die Samenanlage bedeutend. Nach einiger Zeit ist er ziemlich breit, nimmt dann stark an Länge zu, und wird schwach kampylotrop. Der Mikropylenkanal ist ziemlich kurz, auf dem unteren Teil des Funikulus befinden sich ein oder zwei obturatorähnliche Auswüchse.

Bei *O. grandiflora* war der Pollenschlauch ungewöhnlich grob und stark färbbar, und sein Weg konnte besser verfolgt werden. In der Tela conductrix des Griffels war er schwer zu sehen, deutlich dagegen zwischen den verlängerten plasmareichen Zellen, die das Gewebe zwischen dem Dach des Ovariums und der oberen Fläche der Scheidewand bilden. Hier wuchs er in die Kreuz und Quere, dann zwischen die obere Samenanlage und das leitende Gewebe auf dem horizontalen Teil des Funikulus, nachher abwärts an diesem letzteren entlang zwischen ihm und der Fruchtwand (Fig. 8 *d*). Beim Übergang zum Mikropylenkanal ist immer eine grössere Menge des Pollenschlauches noch vorhanden; offenbar ist seine Bewegung hier etwas aufgehalten worden. In einer Samenanlage wurden ungefähr 1000 (wohl 1024) Kernteilungen gleichzeitig im Endosperm gesehen. Die Eizelle war noch ungeteilt, das Postament sichtbar und an seiner Basis hatten ziemlich viele Zellen verholzte Wände.

Coriandreae.

Coriandrum. Die aufsteigende Samenanlage ist bei *Coriandrum sativum* L. ziemlich gross und liegt in Kontakt mit Dach und Wand des Merikarps. Sie hat einen breiten, niedrigen Nuzellus, das Integument hat nur Platz, sich auf der Unterseite der Samenanlage zu entwickeln. Die Integumentzellen machen hier später keine Veränderungen durch. Im Nuzellus war eine EMZ, deren Kern in Synapsis, Pachynema, diakineseartigen Stadien beobachtet wurde. Die EMZ degenerierte oft. In älteren Samenanlagen fand sich auf ihrem Platz ebenso wie bei *Torilis* zuweilen eine grosse, plasmareiche Zelle mit grossem Kern ohne Prophasenstruktur. Diese oder der Kern der EMZ kann sich teilen, und der Kernteilung folgt keine Wandbildung, was zur Folge hat, dass man im Nuzellus eine grosse zweikernige oder gewöhnlich vierkernige Zelle antrifft, deren Kerne dicht beisammen liegen (Fig. 8 *e*). Diese Zelle degenerierte dann. Ähnliche Verhältnisse herrschen nach Asplund (1920) bei einigen *Valeriana*-Arten: während sich in den normalen Samenanlagen vier Makrosporen bilden, entsteht bei der Teilung des EMZ-Kerns in den rudimentären Samenanlagen eine vierkernige Zelle, die bei einer Art degeneriert, bei anderen sich weiter entwickelt, indem weitere Kernteilungen erfolgen.

Im Nuzellus der normalen Samenanlage finden Teilungen in den bei der EMZ liegenden Zellen statt, sodass sterile Nuzelluszellen sogar in Höhe der obersten Makrospore liegen. Die chalazale Makrospore besitzt eine lange, schmale Verlängerung nach unten (Fig. 8 *f*). Die oberste Makrospore, die in der Regel klein zu sein pflegt, war in einer Samenanlage sehr gross geworden. Der junge zwei- und

vierkernige Embryosack befreit sich vom Nuzellus, aber dies geschieht hier auf verschiedene Weise. Zuerst werden die seitlich liegenden sterilen Zellen bis an die Epidermis heran zerstört. Dann kann der Embryosack gerade in die Höhe wachsen, wobei er die Makrosporen verdrängt und den Nuzellus am Scheitel oder nahe daran durchbricht (Fig. 8 *g*). Die seitlichen Epidermiszellen bleiben rings um den untersten Teil des Embryosacks erhalten, gewöhnlich ein wenig zur Seite geschoben.

Fig. 8. *a Torilis nodosa.* Oberteil des Nuzellus einer aufsteigenden Samenanlage. × 500. *b—d Orlaya grandiflora. b* »Postament». × 500. *c* Samenanlage, deren Embryosack noch ziemlich jung ist. × 45. *d* Weg des Pollenschlauches. Aufsteigende Samenanlage und Funikulus lagen in Wirklichkeit dicht an der Fruchtwand. × 45. *e—i Coriandrum sativum. e* Nuzellus von aufsteigender Samenanlage. × 500. *f* Nuzellus mit Makrosporen. × 500. *g* Nuzellus mit zweikernigem Embryosack. × 500. *h* Nuzellus mit vierkernigem Embryosack, der ausbricht. × 500. *i* Embryosack; eine Makrospore persistiert. × 500. *k—l Bifora testiculata. k* Nuzellus mit zweikernigem Embryosack. × 500. *l* Fruchtknotenfach mit Samenanlagen. × 45. *m Smyrnium perfoliatum.* Embryosack. × 225.

Jedoch konnte der Embryosack den Nuzellus auch an der Seite durchbrechen, ehe er die übrigen Makrosporen verdrängt hatte (Fig. 8 *h*). Die übriggebliebene Nuzellusepidermis erstreckte sich in diesem Fall auf der einen Seite höher hinauf, und eine, zwei oder gar alle die oberen Makrosporen persistierten an der Basis des Embryosacks (Fig. 8 *i*). Auf welche Weise auch der Nuzellus zerstört wurde, die Antipoden bleiben doch unten in seinem restierenden Teil liegen. Es ist vielleicht

nur ein Zufall, dass die letztere Zerstörungsweise die gewöhnlichere in dem 1921 fixierten Material war, die erstere dagegen in dem 1922 fixierten. Indes konnten bei einer und derselben Blüte Makrosporen in der einen Samenanlage persistieren, während in der anderen beim fertigen Embryosack keine mehr vorhanden waren.

Der fertige Embryosack hat schon, wenn er neugebildet ist, eine bedeutende Grösse. Die Mantelschicht ist gut entwickelt. Die Antipoden scheinen die ganze Zeit über einkernig zu bleiben, und der chalazale hat eine ungewöhnliche Länge (Fig. 8 *i*), was daher kommt, dass er aus dem langen, schmalen Teil des Embryosacks ausgeschnitten ist. Das Verschmelzen der Polkerne wird etwas verzögert; bisweilen wurden in einem Embryosack sogar einige Zeit nach der Anthese die Polkerne unter dem Eiapparat liegend angetroffen. Sie waren dann bedeutend gewachsen. Die Synergiden sind lang, chromophile Körperchen treten zuweilen schon vor der Befruchtung in der Eizelle auf. Der Mikropylenkanal ist ziemlich kurz, fast gerade und auf dem Funikulus findet man oft obturatorartige Auswüchse. In der Chalaza ist eine Zellpartie mit verdickten Wänden, die an das untere Ende des Embryosacks grenzt, da sich die darüberliegenden Nuzelluszellen teilweise auflösen. Das chalazale Ende des Embryosacks weitet sich nicht nach der Befruchtung. Bochmann (1901, S. 41 ff.) hat die Veränderungen in Integument und Fruchtwand nach der Befruchtung studiert. Auch das Verhalten der Mantelschicht beschreibt er, und er hat konstatiert, dass eine dünne Kutikula die an den Embryosack grenzende, verdickte Wand der Mantelschichtzellen bekleidet.

Bifora. *Bifora testiculata* DC. hat ziemlich grosse aufsteigende Samenanlagen, die wie bei der vorigen Art erst in Kontakt mit der Fruchtknotenwand, später aber freier liegen. Der EMZ-Kern teilte sich nicht. In den jüngsten der untersuchten hängenden Samenanlagen enthielt der Nuzellus vier Makrosporen. Er war ziemlich kurz, aber breit (Fig. 8 *k*). Der Nuzellus wird auf der einen Seite schneller zerstört. Am Eiapparat persistiert kein Nuzellusrest. Die Antipoden waren oft mehrkernig, und zuweilen konnte übrigens ihre Zahl zunehmen. Der Embryosack bildete sich sehr früh und hatte dieselbe Form wie bei *Coriandrum*. Die Mantelschicht war gut entwickelt, der Mikropylenkanal kurz und gerade. Nach der Befruchtung werden wie bei *Coriandrum* die Mantelschichtzellen gross, plasmaarm und werden tangential geteilt, und in Samenanlagen, in denen keine Befruchtung stattgefunden hatte, war ihre Entwicklung besonders kräftig, indem sie in den degenerierenden Embryosack hineinwuchsen, ihn teilweise verdrängten und zahlreiche Teilungen durchmachten. Stärke findet sich in grosser Menge in den verschiedenen Teilen der Frucht, im Integument sowie im Funikulus, doch nicht in dessen Epidermis.

Auf den Narben waren nach der Befruchtung zahlreiche Pollenkörner vorhanden. Nur einige wenige von ihnen hatten einen ordentlichen Pollenschlauch ausgesandt. Bei vielen war der Inhalt ein sehr kleines Stück aus den drei Keimlöchern herausgetreten, bei anderen wiederum war er überhaupt nicht sichtbar. Zerstörte, chromophile Zellen bezeichnen den Weg, den der Pollenschlauch in den Griffeln zurückgelegt hat. Das Dach des Ovariums ist nicht vollständig mit der Scheide-

wand verwachsen. Der Pollenschlauch wächst wie bei *Orlaya* zwischen den plasmareichen Zellen daselbst, dann weiter zwischen der Unterseite der rudimentären Samenanlage und dem Funikulus, bevor er auf der vertikalen Teil des letzteren heraustritt, der von plasmareichen Epidermiszellen bedeckt ist. Oberhalb der Mündung des Mikropylenkanals ist der Funikulus dick und hat eine obturatorartige Ausbildung (Fig. 8 *l*).

Smyrnieae.

Smyrnium. Von *Smyrnium perfoliatum* L. wurden ziemlich wenige Blüten untersucht. In den jüngsten Blütenknospen, die von Seitendolden hoher Ordnung entnommen waren, waren die Samenanlagen abnorm: das Integument war degeneriert, der Nuzellus dagegen gross, wenn auch unregelmässig, und eine seiner Zellen war gross, plasmaarm und hatte einen grossen Kern. Sie repräsentierte wahrscheinlich die Archesporzelle. In den normalen Samenanlagen war der Nuzellus ziemlich kurz, aber zellreich, und die Makrosporen waren oft schwer zu entdecken. Die beiden obersten scheinen sehr vergänglich zu sein, die dritte hatte zuweilen den Charakter eines einkernigen Embryosacks. Der neugebildete Embryosack ist breit, schwach kampylotrop und von einer wohl entwickelten Mantelschicht umgeben. Über ihm findet man kurze Zeit einen unbedeutenden Nuzellusrest, während ein grosser in der Chalaza vorhanden ist. Die Antipoden sind oft zwei- oder mehrkernig. Gewöhnlich liegen zwei längere Antipoden nebeneinander (Fig. 8 *m*). Der abwärts verlaufende Teil des jungen Embryosacks ist bei dieser Pflanze ziemlich breit, und infolgedessen konnten zwei Antipoden aus ihm ausgeschnitten werden. Die Polkerne lagen mitunter in Berührung unmittelbar über den Antipoden, und dort befand sich auch der Zentralkern in einem Embryosack, der einer Blüte angehörte, in der die Anthese beendigt war. Die Polkernverschmelzung scheint jedoch in der Regel weiter oben im Embryosack zu erfolgen. Der Mikropylenkanal ist gebogen. Die Samenanlage füllt stets den ganzen Merikarp aus, das Integument ist dick. Unmittelbar oberhalb der Mikropyle befindet sich ein Obturator, der nicht lakunär ist, sondern aus langen palissadenförmigen Zellen besteht.

Die Epidermiszellen auf den Narben sind in ihrem äusseren Teil papillenförmig, und ein typisches Prismenepithel ist also bei dieser Art nicht vorhanden. Nach der Befruchtung wächst das Integumentgewebe auf der Rapheseite der Samenanlage bedeutend, und die ausserhalb der Mantelschicht liegenden Zellen werden dabei in hohem Grade vergrössert. Wenn die Zellbildung auf der Rapheseite des Endosperms erfolgt und der alleroberste Teil des Embryosacks mit Endospermgewebe gefüllt ist, besteht das Endosperm im übrigen nur aus einer dünnen Plasmaschicht mit zerstreuten Kernen. Der Embryo bestand dann aus einer einfachen Zellreihe von zehn plasmaarmen Zellen; er lag horizontal im Endosperm. Einige Endospermkerne zeichneten sich in etwas späteren Stadien durch sehr bedeutende Grösse aus, wahrscheinlich waren sie hypertrophiert.

Physospermum. Auch von *Physospermum aquilegifolium* Koch wurde nur ein geringes Material untersucht. Die rudimentären Samenanlagen wurden gross und enthielten eine EMZ, die sich jedoch nicht zu teilen schien (Fig. 9 *a*). Wenn die normalen Samenanlagen noch gerade sind und schräg nach unten weisen (Fig. 9 *b*), enthalten sie eine deutliche, breite Archesporzelle mit grossem Kern. Die EMZ ist gross und teilt sich erst, wenn die Samenanlage umgewendet und das Integument über den Nuzellus gewachsen ist (Fig. 9 *c*). Dieser ist von ungewöhnlicher Grösse und hat eine bis zwei Zellschichten auch zwischen den oberen Makrosporen und der Epidermis (Fig. 9 *e*). Die Entwicklung erfolgte in den beiden Merikarpen oft

Fig. 9. *a—f Physospermum aquilegifolium.* *a* Aufsteigende Samenanlage. × 225. *b* Auswachsende. Samenanlage. × 80. *c* Samenanlagen (enthielten EMZ). × 45. *d* Samenanlage mit Embryosack. × 45. *e* Nuzellus mit Makrosporen. × 500. *f* Missgebildeter Merikarp. × 45. *g—k Conium maculatum.* *g* Nuzellus mit Makrosporen (ausserdem waren 2 EMZ vorhanden). × 500. *h* Nuzellus mit vierkernigem Embryosack. × 500. *i* Synergiden und persistierender Nuzellusscheitel. × 500 *k* Samenanlage mit Embryosack. × 45.

mit verschiedener Geschwindigkeit: in einer Blütenknospe war die eine EMZ in heterotyper Metaphase, in der anderen Samenanlage war die Makrosporenbildung beendigt. Die unterste Makrospore wurde beobachtet, als sie im Begriff war, zum Embryosack auszuwachsen, aber es ist nicht unmöglich, dass zuweilen die oberste den Embryosack bilden kann. Die folgenden Entwicklungsstadien fehlten jedoch. Der Embryosack ist gross ohne Nuzellusrest im oberen Teil, während in der Chalaza der grosse basale Teil des Nuzellus noch vorhanden ist. Die Mantelschicht ist gut entwickelt. Der Kern der Antipoden teilt sich oft. Die Samenanlage ist ungewöhnlich gross (Fig. 9 *d*) und hat einen langen, gebogenen Mikropylenkanal, der in

seinem unteren Teil ziemlich weit ist. Auf dem Funikulus finden sich oft obturatorartige Auswüchse, die dadurch entstanden sind, dass seine äusseren Zellager sich von den inneren losgelöst und sich ausgebuchtet haben. Missgebildete Fruchtknoten waren gewöhnlich. In einem, der seiner Grösse nach Samenanlagen mit Makrosporen hätte enthalten dürfen, war der Hohlraum sehr klein — er war nämlich mit Parenchymgewebe beinahe ausgefüllt — und enthielt sehr kleine, noch nicht gewendete Samenanlagen mit EMZ; das Integument war gerade eben erst angelegt. In einer anderen Blüte war der eine Griffel nach dem Rande des Blütenbodens verschoben und hatte sich stark vergrössert (verlaubt); zwischen den Griffeln lag eine grosse Samenanlage, deren Makrosporen jedoch degeneriert waren (Fig. 9 *f*). In dem entsprechenden Merikarp befand sich nur eine einzige missgebildete Samenanlage.

Conium. Bei *Conium maculatum* L. enthalten die auswachsenden breiten Samenanlagen mehrere grosse hypodermale Zellen, und in den hängenden Samenanlagen bildeten sich immer mehrere, gewöhnlich drei, EMZ aus; ausserdem war oft eine grosse, plasmareiche Zelle vorhanden, die den Charakter einer Archesporzelle hatte. Die EMZ waren gross, ihr unteres Ende stand in Kontakt mit einer Gruppe chromophiler Zellen. Bevor das Integument über den Nuzellus gewachsen war, hatten sich gewöhnlich ein paar EMZ geteilt. In der Regel teilen sie sich aber nicht gleichzeitig. Die zuerst entstandene Makrosporentetrade ist die grösste (Fig. 9 *g*) und aus ihrer chalazalen Zelle bildet sich der Embryosack. Die übrigen Makrosporen degenerieren in der Regel schnell. Eine EMZ pflegt verdrängt zu werden. Die Epidermiszellen im Nuzellusscheitel machen immer mehrere perikline Teilungen durch. Während der vierkernige Embryosack den Nuzellus rings herum an den Seiten zerstört, leistet der grosse obere Teil stärkeren Widerstand (Fig. 9 *h*). Während sich jedoch der Hohlraum des Integuments verlängert, wird er in die Höhe geschoben und bleibt an der inneren Mündung des Mikropylenkanals liegen. Hier persistiert er zuweilen so lange, dass er den Eiapparat eine Zeitlang verhindert, seinen natürlichen Platz einzunehmen, sodass derselbe zwischen Nuzellusscheitel und Integument liegt (Fig. 9 *i*). Manchmal persistieren neben dem Eiapparat auch ein paar obere Makrosporen.

Der Embryosack ist ziemlich gross; am breitesten unterhalb der Mitte (Fig. 9 *k*). Die Mikropylenkanal ist kurz und kaum gebogen. In einigen Samenanlagen wurde der Funikulus bei der Mikropyle sehr verdickt, wodurch die Mikropylaröffnung auswärts nach der Ovarialwand zu gerichtet wurde. Gewöhnlich ist der Funikulus wie bei *Smyrnium* ausgebildet. Die Mantelschicht ist gut entwickelt, das Integument dick. Die Antipoden liegen frei, da die angrenzenden Nuzelluszellen sich teilweise aufgelöst haben (wie bei *Coriandrum*), der chalazale ist ziemlich lang, die oberen klein. Sie scheinen einkernig zu bleiben. In der Chalaza hatten einige Zellen verdickte und verholzte Wände. Die abortierten Samenanlagen waren immer klein. Die Aussenwand der Zellen des Narbengewebes ist gewölbt. Eine Anzahl Früchte wurden untersucht. In den jüngsten, die seitlichen Dolden höherer Ordnung entnommen waren, fanden sich degenerierte Samenanlagen. In den älteren waren

Endosperm und Embryo vorhanden; dieser bestand in den ältesten untersuchten Früchten aus einem Suspensor aus kleinen, plasmareichen Zellen sowie einer Embryokugel. Der Suspensor war mittellang, etwas gekrümmt und bestand aus zwei Zellreihen. Vom Integument war — ausser auf der Rapheseite des Samens — nur die Epidermis übrig, die fest mit der innersten Schicht der Fruchtwand verbunden war. Diese Schicht bestand aus grossen, ein wenig radial verlängerten Zellen, die reichliche Mengen eines gelbbraunen Öls enthielten.

Ammineae—Carinae.

Bupleurum. Einem im hiesigen Botanischen Garten perennierenden Exemplar *Bupleurum aureum* Fisch. wurden Blüten zur Untersuchung entnommen. Da die Makrosporen gewisse Eigentümlichkeiten zeigten, wurden zu Vergleichszwecken *B. junceum* L., *ranunculoides* L. sowie eine unbestimmte Art fixiert, die sämtlich im gleichen Jahre im Garten gesät worden waren. *B. aureum* wird zuerst beschrieben. Die abortierenden Samenanlagen, anfangs ziemlich gross, waren zur Zeit der Befruchtung klein. In den hängenden Samenanlagen ist die EMZ ziemlich kurz, aber in ihrem oberen Teil breit und füllt dort den Nuzellus aus. Die unter der EMZ liegende Zelle ist zuweilen gross. In einigen Blütenknospen, zumal in später hervorkommenden Blütendolden, war der Nuzellus breiter und hatte mehrere grosse Zellen in seinem Innern. Einmal waren zwei EMZ mit Kern in Synapsis vorhanden. Es dauert lange, ehe sich die EMZ teilt, die Umkehrung der Samenanlage pflegt dann vollendet zu sein. Die Wand zwischen den beiden Dyadenzellen nimmt oft sehr an Dicke zu. Nach den homotypen Kernteilungen wurden jedoch keine Zellwände angelegt, wodurch zwei zweikernige Zellen gebildet wurden. In der oberen lagen die beiden Kerne zuweilen in gleicher Höhe, in der unteren lagen sie immer übereinander. Hier bildet sich bald eine Vakuole zwischen den beiden Kernen, während sie auseinander wandern, und indem die Zelle wächst, hat sie binnen kurzem den Charakter eines zweikernigen Embryosacks. In der oberen Zelle bildet sich gewöhnlich, aber vielleicht nicht immer, auch eine Vakuole (Fig. 10 *a*). Die Entwicklung des Embryosacks erfolgt also nach dem Scillatypus (über die Terminologie siehe Palm 1915), der dadurch gekennzeichnet ist, dass zwei Makrosporen, hier die beiden chalazalen, den Embryosack bilden. Dieser Typus und Variationen desselben sind bei verschiedenen Pflanzen beschrieben worden, meist Monokotylen und Kompositen (s. Palm 1915 und 1922 *a*), auch bei *Lycopsis arvensis* (Svensson 1922). Bei *B. aureum* scheint die Teilung des Kerns der oberen Dyadenzelle ausbleiben zu können, denn oberhalb des zwei- oder vierkernigen Embryosacks lag oft eine grosse Spore mit nur einem Kern (Fig. 10 *b*). In zahlreichen Samenanlagen fanden sich Unregelmässigkeiten. Die Makrosporen degenerierten oder waren unregelmässig orientiert, und es ist möglich, dass Abweichungen von dem oben beschriebenen Entwicklungsgang vorkommen. Vier abgegrenzte Makrosporen wurden jedoch nie beobachtet.

Die Epidermiszellen im Nuzellusscheitel pflegen sich periklin zu teilen, und dieser Teil des Nuzellus persistiert oberhalb des Eiapparats noch nach der Befruchtung. Am unteren Ende eines achtkernigen Embryosacks waren die drei Antipoden schon von diesem abgegrenzt, während am anderen Ende erst die Polfäden zwischen

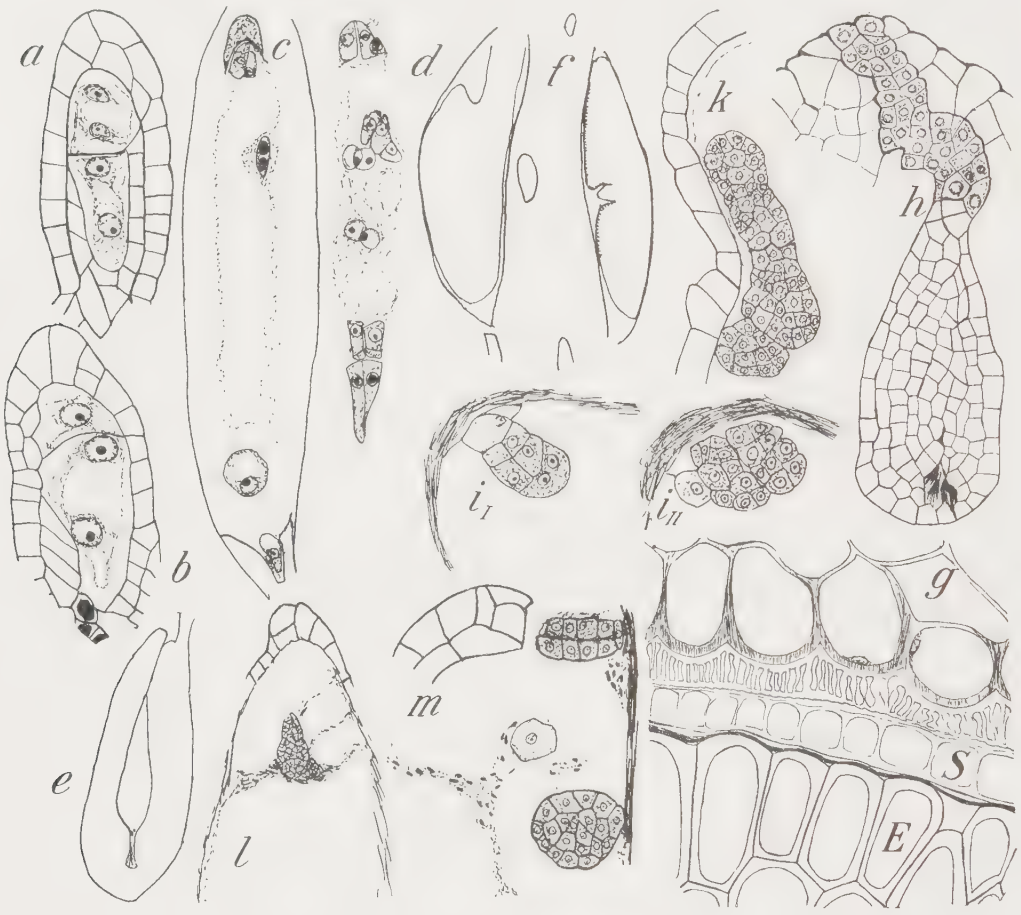


Fig. 10. *a—c Bupleurum aureum.* *a* Nuzellus nach der Makrosporenbildung. × 500. *b* Desgl. × 500. *c* Befruchteter Embryosack. In der Zeichnung etwas verkürzt. × 225. *d B. ranunculoides.* Zwei vollständige Embryosäcke bildeten sich. × 300. *e Petroselinum sativum.* Samenanlage. × 45. *f—m Ammi majus.* *f* Ovarium mit apotroper Samenanlage. × 65. *g* Längsschnitt, die aneinandergrenzenden Teile des Samens und der Fruchtwand zeigend; *S* = Samenschale, *E* = Endosperm. × 500. *h* Embryo mit angrenzenden Endospermzellen. × 300. i_I i_{II} Zwei Schnitte durch den oberen Teil einer Samenanlage mit Adventivembryonen. × 300. *k* Desgl. × 225. *l* Der Adventivembryo liegt unten im Samen. × 80. *m* Adventivembryo und eigentlicher Embryo, letztere in der abnorm weiten Mikropyle. × 300.

den Kernen als Einleitung zur Zellbildung vorhanden waren. Der neugebildete Embryosack ist klein und schmal, wächst aber sehr stark vor der Befruchtung. Die Mantelschicht ist anfangs ziemlich schlecht entwickelt. Der Kern der Antipoden teilt sich recht selten. Die Teilung pflegt dann von einer Wandbildung begleitet zu sein. Der chalazale Antipode ist ziemlich lang. Der grosse basale Rest des Nu-

zellus bleibt lange intakt und ragt in späteren Stadien wie ein Postament in den Embryosack hinein. Die Antipoden verhalten sich in einer von den übrigen Umbelliferen abweichenden Weise, indem sie keine Umwandlungen erleiden. Noch wenn mehrere Endospermkerne gebildet sind — ältere Stadien wurden nicht gesehen — hat ihr Kern das gleiche Aussehen wie in dem jungen Antipoden, und auch das Zytoplasma ist nicht chromophiler geworden. Bei und nach der Befruchtung liegt mindestens einer, doch oft alle Antipoden frei ein Stück weiter oben im Embryosack (Fig 10 *c*). Es ist ungewiss, ob sie selbst, während sie noch lebten, dorthin gewandert sind, oder ob jene Lage daher kam, dass sie beim Präparieren des Materials, z. B. bei der Fixierung oder Einbettung, in den Embryosack hinaufgeraten waren. Für ersteres spricht der Umstand, dass der (oder die) oben im Embryosack liegenden Antipoden oft so gross waren (Fig. 10 *c*), dass sie in dem Postament nicht Platz hatten, sondern gewachsen sein müssen nachdem sie ihren ursprünglichen Platz verlassen hatten. In einigen Embryosacken lagen sie noch im Postament, aber sehr lose inseriert, sodass sie bei einem Druck auf das Deckglas in den Embryosack hinaufrutschten.

Der untere Polkern war in einigen Fällen kleiner als der obere, gewöhnlich aber sind beide gleich gross. Der Mikropylenkanal ist von mittlerer Länge, gebogen und wird von der schnabelartig verlängerten Spitze des Integuments gebildet. Ziemlich oft kam es vor, dass der Embryosack nicht befruchtet wurde. Er wächst trotzdem, und die Zellen der Mantelschicht persistieren lange, sind gross und wachsen in den Embryosack hinein. Dieser zeigt übrigens, wenn er befruchtet wird, zuweilen gewisse Eigentümlichkeiten. Ziemlich häufig traf man zwei grosse Kerne in Kontakt, die in verschiedenen Embryosäcken in verschiedener Höhe lagen; sie hatten Ähnlichkeit mit persistierenden Polkernen. Solche waren jedoch in etwas jüngeren Embryosäcken nicht zu sehen, weshalb es am wahrscheinlichsten ist, dass der befruchtete Zentralkern sich amitotisch geteilt hat. Ein verlängerter Zentralkern mit zwei Nukleolen wurde nämlich in einem alten Embryosack beobachtet (Fig. 10 *c*). Bei *Nicotiana* hat Palm gesehen (1922 *b*), dass der befruchtete Zentralkern bisweilen eine langgestreckte, hantelförmige Gestalt annimmt »as if dividing amitotically» (l. c. S. 17); spätere Entwicklungsstadien wurden nicht gefunden. In einer Blütenknospe fanden sich zwei normal entwickelte hängende Samenanlagen im selben Merikarp. Die obere war abwärts gewachsen.

Bei *B. junceum* wurden vier Makrosporen ausgebildet. Der fertige Embryosack war lang und schmal, Befruchtung trat nicht ein, sondern die Samenanlagen degenerierten, wobei die Früchte nicht wuchsen; ein Ansatz zu Parthenokarpie war also nicht vorhanden. Im Nuzellus der unbestimmten *Bupleurum*-Art bildeten sich vier Makrosporen, die Scheidewände waren jedoch oft sehr schwer zu sehen. Der Nuzellus war lang und schmal. In den Blütenknospen von Seitendolden höherer Ordnung teilte sich die EMZ nicht, ja ihr Kern ging niemals in Prophase über, obwohl die EMZ volle Grösse erreicht hatte und in gewöhnlichen Fällen der Kern in Synapsis war, als die EMZ noch kurz war. Sie war offenbar in Degeneration. Auch bei dieser Art fand keine

Befruchtung statt. *B. ranunculoides* wurde allzuspät fixiert, als dass die Makrosporenverhältnisse hätten studiert werden können. Ein zweikerniger Embryosack mit einer oben liegenden grossen Makrospore wurde beobachtet. Eine Samenanlage enthielt zwei vollständige, noch ziemlich junge Embryosäcke von gleichem Aussehen, die nebeneinander lagen (Fig. 10 *d*). Der Eiapparat des einen lag etwas weiter unten; zwei lange Antipoden lagen nebeneinander in der Chalaza usw. Die Polkerne waren noch nicht verschmolzen. Die Befruchtung geschah bei dieser Art normal, und die Endosperm- und Embryobildung zeigte keine Abweichungen. Im Herbst wuchsen ein paar neue Sprosse mit Blüten hervor, und einige der Blüten wurden fixiert. Die Makrosporen, die zu sehen waren, schienen in Degeneration zu sein, und nur eine Scheidewand war deutlich, die anderen undeutlich. Dies beruhte vielleicht auf Degeneration, und man darf wohl annehmen, dass vier abgegrenzte Makrosporen in normalem Fall ausgebildet werden. Auch die Embryosäcke schienen degeneriert zu sein. In einem Embryosack lagen zwei grosse Polkerne gleich hoch unmittelbar unter dem Eiapparat in Kontakt mit diesem.

Petroselinum. Die Entwicklung der abortierenden Samenanlagen hört bei *Petroselinum sativum* Hoffm. ebenso wie bei den meisten übrigen, im folgenden beschriebenen Angehörigen dieser Gruppe sehr früh auf. Keine EMZ ist vorhanden, und eine grosse Zahl ihrer Zellen werden stark chromophil. Der Nuzellus in den normalen Samenanlagen ist klein, die Zellen zwischen dem unteren Teil der EMZ und dem Nuzellus sind schmal. Die heterotype Kernspindel ist lang, und Massen von chromatischen Körnern liegen während der Kernteilung im unteren Ende der EMZ. Das Integument ist nur bis zur Höhe des Nuzellusscheitels gewachsen, wenn sich die Makrosporen gebildet haben. Im Gegensatz zu den vorher beschriebenen Umbelliferen geschieht die Teilung der EMZ etwa gleichzeitig mit der der Pollenmutterzellen, die sonst in der Entwicklung weit voraus zu sein pflegen. Die Makrosporen bleiben lange vorhanden. Die chalazale Makrospore entwickelte sich wahrscheinlich in der Regel zum Embryosack, aber oft schien es, als ob er von der dritten gebildet würde. Es war jedoch schwer, die Präparate zu deuten, da die Makrosporen oft sterilen Nuzelluszellen glichen. Der Nuzellus wird im oberen Teil völlig zerstört, sodass niemals ein Rest von ihm oberhalb des Eiapparats vorhanden ist. Der fertige Embryosack war immer schlecht fixiert. Er war lang (Fig. 10 *e*) und von einer Mantelschicht umgeben, die ziemlich gut entwickelt war, besonders um den unteren Teil des Embryosacks. In der Chalaza bildet sich eine abwärts gehende Ausbuchtung des Embryosacks. Unter dem Embryosack fand sich einmal ein kleiner zweikernigen. Die Antipoden sind gross, aber plasmaarm, und werden oft zweikernig. Die Zellen des Eiapparats sind ziemlich klein, die Synergiden langgestreckt und spitz. Die Embryoentwicklung wurde eingehend von Hegelmaier (1878, S. 132 ff.) beschrieben.

Cicuta. Der Nuzellus war bei *Cicuta virosa* L. von ähnlichem Aussehen wie bei *Petroselinum*, und ebenso wie dort kann eine oder die andere Epidermiszelle im Scheitel sich periklin teilen. Das Integument war ein Stück über den Nuzellus

gewachsen, wenn dieser Dyadenzellen enthielt. Die beiden obersten Makrosporen lagen zuweilen in gleicher Höhe. Obwohl die dritte Makrospore oft eine Zeitlang die grösste ist, bildet doch die chalazale den Embryosack. Der Nuzellus wird in der Weise zerstört, dass am Scheitel ein sehr kleiner, in der Chalaza dagegen ein grosser Teil derselben erhalten bleibt. Die Mantelschicht ist gut entwickelt. Der Embryosack war bedeutend kürzer als bei der vorigen Gattung. Die Antipoden scheinen einkernig zu bleiben. Die Zellen des Eiapparats waren mitunter sehr plasmaarm, vermutlich eine Degenerationserscheinung. Eine chalazale Ausbuchtung des Embryosacks bildete sich hier nicht.

Apium. In der hängenden Samenanlage bei *Apium repens* Reich. ist der Nuzellus klein, die EMZ lang, und der Kern liegt oft ein Stück weit unten in der Zelle. Wenn sich die Zelle teilt, hat das Integument schon einen Mikropylenkanal gebildet, und die Samenanlage hat sich gewendet. Der Embryosack ist klein und ziemlich kurz vor der Anthese gebildet. Die Mantelschicht ist wenig entwickelt und besteht aus kubischen Zellen. Die Antipoden scheinen ziemlich ephemer zu sein. Das fertiggebildete Endosperm besteht aus grossen Zellen, die peripheren füllen sich später mit Reservestoffen und sind plasmareicher als die inneren. Die Wände sind verdickt. Der Embryo hatte einen kurzen Suspensor, in den die Zellen durch eine senkrechte Wand geteilt waren, sowie eine breite Embryokugel. Die jüngeren untersuchten Embryonen bestanden aus einem Klümpchen von Zellen, nicht einer Zellreihe wie in den entsprechenden Entwicklungsstufen bei anderen Umbelliferen. Möglicherweise waren sie jedoch abnorm, da die Früchte, in denen sie gefunden wurden, später aufgeblühten Dolden entnommen waren.

Cryptotaenia. Von *Cryptotaenia canadense* DC. war ein Exemplar im Botanischen Garten vorhanden. Die Entwicklung zeigte keine Abweichungen. In den Blüten der Seitendolden waren die Samenanlagen oft rudimentär. Der Nuzellus ist ziemlich klein, die Makrosporen degenerieren oft, während das Integument sich weiter entwickelt. Der fertige Embryosack ist schmal, ein geringer Rest des Nuzellus findet sich in der Mikropyle. Die Antipoden scheinen einkernig zu bleiben.

Ammi. *Ammi majus* L. war im Sommer 1921 im Botanischen Garten ausgesät worden. Die junge Samenanlage wächst schräg nach unten, und das Integument wird da teils durch perikline Teilungen in der Epidermis, teils durch zahlreiche Teilungen darunterliegender Zellen angelegt. Schon vorher kann man die Archesporzelle erkennen. Der Funikulus ist noch kurz, verlängert sich jedoch nach unten während der Umbiegung der Samenanlage. Der Nuzellus ist klein. In einer Samenanlage lag die EMZ peripherisch an der Epidermis. In den Blüten der Seitendolden fanden sich zuweilen abnorme Ovarien. Hier waren die aufsteigenden Samenanlagen oft gross, und eine solche wurde zwischen die beiden Hälften des Stylopodiums hinaufgerückt angetroffen; einige Fruchtknoten waren gross, hatten aber rudimentäre Samenanlagen. Die EMZ teilt sich bei *Ammi* ebenso wie bei *Petroselinum* gleichzeitig mit den Pollenmutterzellen. Eine andere Ähnlichkeit ist die, dass, wenn die Makrosporen gebildet sind, die Entwicklung der Samenanlage

nicht weiter gediehen ist, als dass das Integument bis zur Höhe des Nuzellus gewachsen ist und dieser horizontal liegt. Die oberste Makrospore persistiert gewöhnlich länger als die zweite und dritte. Während der einkernige Embryosack durch den Nuzellus emporwächst, teilt sich sein Kern, und die so gebildeten Kerne liegen zuerst dicht beisammen und rücken dann, wenn die Zelle wächst, auseinander. Bereits der zweikernige Embryosack zerstört den Nuzellus auch am Scheitel. In einer und derselben Blüte entwickelte sich gewöhnlich nur in der einen Samenanlage der Embryosack, in der anderen degenerierten sämtliche Makrosporen. Eine Samenanlage hatte sich in apotroper Richtung gebogen, doch nur so weit, dass der Nuzellus horizontal lag (Fig. 10 *f*). Dieser war degeneriert, während das Integument sein Wachstum fortsetzte, und da es nicht Platz hatte, über den Nuzellus hinauszuwachsen, entwickelte es sich stattdessen nach oben und unten. Merkwürdigerweise hatten die Integumentepidermiszellen um den Nuzellus und teilweise auch auf der nach der Scheidewand im Fruchtknoten gerichteten Seite den Charakter von Mantelschichtzellen, indem sie radial verlängert und plasmareich waren. Der fertige Embryosack ist sehr lang und ähnlich dem bei *Petroselinum*. In der Chalaza bildet sich auch hier eine abwärts gerichtete Ausbuchtung. Die Zellen des Eiapparats sind ziemlich schmal. Der Mikropylenkanal ist kurz.

Eine grössere Fixierung wurde gegen Beginn des Herbstes gemacht, wobei Früchte verschiedener Grösse von verschiedenen Individuen eingesammelt wurden. In den ältesten befanden sich Embryonen mit langen Keimblättern und Endosperm voll Reservestoffe; vom Integument war nur die Epidermis übrig und innerhalb derselben eine dicke Membran: Reste von zusammengedrückten und zerstörten Integumentzellschichten (Fig. 10 *g*). In kleineren und wahrscheinlich jüngeren Früchten schien das Endospermgewebe teilweise in Degeneration zu sein, indem der Zellinhalt an verschiedenen Stellen des Samens aufgelöst, und an anderen stark chromophil war. Der Embryo bestand aus einem grossen, unregelmässigen Suspensor, der aus kleinen, plasmareichen Zellen gebildet war, und aus einem grossen eigentlichen Embryo, dessen Keimblätter noch nicht sichtbar waren (Fig. 10 *h*). Die kleinsten Früchte von Seitendolden hatten degenerierte Samenanlagen, die zwar oft recht gross, aber wohl niemals befruchtet waren. Auch in manchen älteren Früchten, die jedoch schmäler waren als die normal entwickelten, waren die Samenanlagen oft völlig degeneriert, nur die Epidermis zeigte häufig noch Zellstruktur. In den meisten Früchten waren grössere Reste der Samenanlagen vorhanden, und die Integumentepidermis war oft mit der Fruchtwand vereint und als Samenschale ausgebildet, während die übrigen Zellschichten des Integuments teilweise noch vorhanden oder ganz verschwunden oder endlich degeneriert und vertrocknet sein konnten, in welchem Falle sie oft eine gelbbraune Farbe hatten.

Das Endosperm zeigte bei seiner Degeneration ein eigentümliches Verhalten. Im oberen Teil des Embryosacks war es oft ganz verschwunden, und oft fanden sich in der ganzen Samenanlage nur unbedeutende Spuren davon. Das übriggebliebene Endosperm hatte verschiedene Struktur (Fig. 10 *l*, *m*, Tafelfig. *b*). Teils

fand es sich in Form chromophiler Plasmareste von mehr oder weniger grosser Ausbreitung, die eine grosse Zahl degenerierter, kleiner Endospermkerne enthielten. Teils bestand es aus grossen Zellen, die von mehr oder minder deutlichen Wänden umgeben waren und allein oder in grösseren oder kleineren Gruppen beieinander lagen. Der Inhalt der Zellen war bisweilen degeneriert, oft waren sie aber mit schwach färbbarem Zytoplasma gefüllt, und hatten gewöhnlich einen, zuweilen aber zwei deutliche Kerne. Manchmal konnte das ganze Endosperm bis auf eine oder einige derartiger Zellen verschwunden sein. Schliesslich fand sich im oberen Teil des Embryosacks möglicherweise eine dritte Art von Endosperm. Hier war gewöhnlich ein oder mehrere Zellkörperchen von wechselnder Form vorhanden, gebildet aus kleinen, plasmareichen Zellen mit grossem, deutlichem Kern (Fig. 10 *i-m* und Tafelfig. *b*). Hier wurde eine regelmässige Kernteilung beobachtet, wenn das Endosperm im übrigen degeneriert war. Jene Zellkörperchen hatte grössere Widerstandskraft als das übrige Endosperm, und die es umgebenden Teile waren oft gänzlich verschwunden. Waren mehrere Zellkörperchen da, waren sie jedoch nahe beieinander inseriert. Da diese Zellen grosse Ähnlichkeit mit den Suspensorzellen hatten, glaubte ich zuerst, dass es der Proembryo war, der eine abweichende Form erhalten hatte und oft sich vielleicht geteilt hatte. Jedoch wurde eine Samenanlage angetroffen, wo der Proembryo wohl zweifellos noch vorhanden war (Fig. 10 *m*) und ausserdem auch ein Zellkörperchen. Die Zellkörper hatten oft die Form von Embryonen (Fig. 10 *i*, *m*). Oft waren sie den Adventivembryonen ähnlich, die sich bei vielen Pflanzen entweder regelmässig oder mehr gelegentlich im Embryosack bilden (s. vor allem Ernst 1918, Haberlandt 1921 *b* und *c*, 1922), oder sie ähnelten den nach einiger Zeit absterbenden, sog. kranken Embryonen, die Renner (1915) in Embryosäcken von *Oenothera muricata*, die mit *biennis*-Pollen bestäubt war, und *O. Lamarckiana*, die von *biennis* befruchtet war, gefunden hat (in ersterem Falle schlugen alle Samen fehl, in letzterem die Hälfte); eine Degeneration des Nuzellus, die der im Integument der erwähnten »kranken» *Ammi*-Früchten glich, kam auch bei *Oenothera* vor. Manchmal sah es aus, als seien die Adventivembryonen bei *Ammi* aus dem Integument entstanden (Fig. 10 *i*). Dies dürfte jedoch nicht der Fall gewesen sein, sondern sie entstehen wahrscheinlich immer durch Teilung einer oder mehrerer Endospermzellen. Zuweilen kann man sehen, wie eine der persistierenden Endospermzellen sich in mehrere kleinere Zellen geteilt hat (z. B. aus der in Fig. 10 i_{II}, *m* abgebildeten grossen Zelle könnte wohl ein neuer Embryo entstehen). Sicher festgestellt sind Endospermembryonen nur bei einigen Kompositen: *Hieracium excellens* (Rosenberg 1907), *flagellare* und *aurantiacum* (Schnarf 1919, Haberlandt 1921 *c*). (Vgl. ferner S. 67, 69 und Allgemeiner Teil dieser Abhandlung).

Carum. *Carum carvi* L. wurde bezüglich der älteren Stadien zum Gegenstand eingehenderer Untersuchung gemacht, zu der das Material teils gezüchteten, teils wild wachsenden Pflanzen entnommen war. Der Nuzellus ist ebenso wie die EMZ ziemlich klein. Noch wenn die Makrosporen sich eben gerade gebildet hatten, war das Integument erst in gleiche Höhe mit dem Nuzellusscheitel gekommen. Die

chalazale Makrospore wächst zum Embryosack aus, aber eine oder mehrere der oberen persistieren zuweilen nach der Befruchtung (siehe unten). Der zweikernige Embryosack verdrängt den Nuzellus, von dessen Epidermiszellen jedoch einige mehr oder weniger deutlich oberhalb des Eiapparats persistieren. — Wenn der Embryosack neugebildet ist, ist der Mikropylenkanal undeutlich, aber er wird später besser sichtbar. Der freie Rand des Integuments ist anfangs dick, wird aber nachher länger und schmäler und schiebt sich über den inneren hinüber zum Funikulus. Die Mantelschicht ist schlecht entwickelt. Die Antipoden sind ziemlich gross, und ihr Kern teilt sich oft, wobei mitotische Kernteilungen beobachtet wurden. Manchmal können sich bis zu zwölf Kerne in einem Antipoden bilden, die jedoch alle miteinander verschmelzen (Fig. 11 *a*). In älteren Antipoden fand sich ein einziger, sehr grosser, chromatinreicher Kern, der den grössten Teil der Zelle ausfüllte (Fig. 11 *b*) und oft schon bei der Anthese in den Präparaten so dunkel gefärbt war, dass sich keine Strukturen erkennen liessen. Selten waren vier Antipoden vorhanden. Die Polkerne verschmelzen schnell, der Zentralkern legt sich bald neben den Eiapparat und erreicht eine bedeutende Grösse (Fig. 11 c_1). Der Embryosack ist ziemlich klein.

Um einige Zeitangaben über Befruchtung und Endospermbildung zu bekommen, wurden im Sommer 1922 vom 11. Juni an täglich zur selben Zeit eine Anzahl Blüten von der gleichen Dolde fixiert. Alle Blüten einer Dolde haben ungefähr denselben Entwicklungsgrad. Am ersten Fixierungstage hatten die meisten Antheren ihren Pollen ausgestäubt. Der Embryosack war definitiv organisiert, die Kerne der Antipoden waren verschmolzen, sodass diese nur je einen in der Regel stark chromophilen Kern enthielten. Dies ist jedoch bei *Carum* nicht die Regel, denn in anderwärts gesammeltem Material waren bei der Anthese zuweilen die Antipodenkerne noch nicht verschmolzen. Der Zentralkern lag neben dem Eiapparat, die Synergiden waren jetzt lang, hatten eine kleine Vakuole und chromophiles Zytoplasma, das von Orange stark gefärbt wurde. In ungefähr der Hälfte der Embryosäcke war eine übriggebliebene Makrospore oberhalb des Eiapparats vorhanden (Fig. 11 *d*), die schuld daran war, dass sich der lange obere Teil der Synergiden nicht ausgebildet hatte. Die Spore war gänzlich ohne Plasma, hatte aber einen sehr deutlichen, vollkommen gesunden Kern und war gewöhnlich von bedeutender Grösse. Diese persistierende Makrospore war charakteristisch für *Carum carvi*, doch fand sie sich in anderem Material nicht so häufig wie in diesem Individuum. In anderen Fixierungen konnten zuweilen zwei oder drei oberhalb des Eiapparats gefunden werden. In einigen Fällen hatte die Makrospore eine noch bedeutendere Grösse erreicht als in Fig. 11 *d* ersichtlich ist, und sie lag manchmal höher oben in dem Mikropylenkanal, wo sie sich erweiterte, sodass sie die zunächstliegenden Integumentzellen teilweise verdrängte.

Am zweiten Fixierungstage begannen die kleinen einwärts gebogenen Griffel sich zu strecken, sonst waren kaum einige Veränderungen zu sehen; am nächsten Tage auch nicht, abgesehen davon, dass der Embryosack merklich grösser war, die Antipoden chromophiler, und dass jetzt auch im Embryosack, wo die Makrospore erhalten blieb, der obere Teil der Synergiden länger wurde und sich zwischen Spore

und Integument in die Höhe streckte. Am vierten Tag hatten sich die Griffel geradegerichtet, auf der Vorderseite des Funikulus sah man kleine Fältchen; seine leitenden Zellen hatten sich jetzt radial verlängert, waren plasmareich geworden und ihre Aussenwand hatte an Dicke zugenommen. Das Plasma der Synergiden war deutlich chromophiler und grobfaseriger, der Embryosack grösser, und seine Dorsalseite hatte sich merklicher ausgebuchtet, wodurch er kampylotrop wurde (vgl. Fig. 12 *a*). Die Mantelschichtzellen waren plasmareicher geworden und waren nun kubisch. Am nächsten Tage war die Befruchtung bereits eingetreten, und in verschiedenen Embryosäcken war der Zentralkern in Teilung, beziehungsweise hatten sich zwei oder vier Endospermkerne gebildet. Die Griffel waren auf ihre volle Länge ausgewachsen und ein wenig auseinander gebogen, zerstörte Pollenkörner fanden sich auf den Narben, Stücke des Pollenschlauchs auf den Funikulus. Leider waren die Embryosäcke schlecht fixiert, sodass in dieser Fixierung keine Studien über die Befruchtung gemacht werden konnten. Eine Synergide war immer zerstört. Der Embryosack wächst zwar relativ wenig vor der Befruchtung, war aber dann doppelt so lang wie am ersten Tage.

Am folgenden Tage waren vier oder acht Endospermkerne vorhanden. Der Embryosack weitet sich und wächst nun rasch. In manchen Eikernen war ein grosser und ein kleiner Nukleolus vorhanden (Fig. 11 *d*), in anderen nur ein einzelner. Schon nach der ersten Teilung des Zentralkerns (die dicht am Eiapparat erfolgt), verbleibt der eine Endospermkern neben dem Eiapparat (Fig. 12 *a*), und später liegen dort immer einer oder mehrere Kerne. An diesem und den folgenden Tagen schrumpft die intakte Synergide zusammen und schwindet, Reste der umgewandelten sind jedoch etwas länger sichtbar. Die persistierende Makrospore schrumpft ebenfalls, und am siebenten Tage ist sie nur noch selten vorhanden. Die Zahl der Endospermkerne wächst nun rasch; es sind etwa 64 am siebenten Tage, am folgenden 128, und sie liegen dann dichter im oberen Teil des Embryosacks. Am achten Tage war schon eine Eizelle in Teilung und enthielt eine breite Kernspindel mit vielen Chromosomen. In Früchten, die am neunten Tage fixiert worden waren, fanden sich zweikernige Embryonen, und am Tage darauf waren die am weitesten gediehenen vierkernig. Das Endosperm wächst aus und zerstört das Integument. Eine Falte des Endospermsacks wächst auf der Dorsalseite der Samenanlage unterhalb der Chalaza (Tafelfig. *c*). Die Antipoden waren noch vollkommen deutlich. Die Mantelschicht wurde schon wenige Tage nach der Befruchtung verdrängt. Die Breite des Endospermsackes variierte bedeutend. Die Entwicklungsgeschwindigkeit war nun verschieden in den Samenanlagen.

Der Pollenschlauch ist schmal, schwer zu verfolgen, schlägt aber sicher denselben Weg ein wie z. B. bei *Orlaya*. Er ergiesst seinen Inhalt in die eine Synergide, und während sie vorher in ihrem zytoplasmatischen Teil dichte faserige Struktur hatte, wird sie in gewöhnlicher Weise in eine in den Hämatoxylinpräparaten schwarz gefärbte Masse verwandelt. Wenn die Makrospore persistiert, hindert sie jedoch in keiner Weise die Befruchtung (Fig. 11 *d*). In der umgewandelten Synergide können keine

Strukturen unterschieden werden. Die Spermakerne werden sichtbar, wenn sie sie verlassen haben. Sie sind klein (Fig. 11 c_1) — ungefähr von gleicher Grösse wie der Nukleolus des Eikerns —, rund und sehr chromatinreich, weshalb trotz des bedeutenden Grössenunterschieds zwischen Spermakern und Eikern der Unterschied in den von jedem von ihnen dem Zygotenkern zugeführten Chromatinmengen nicht gross sein

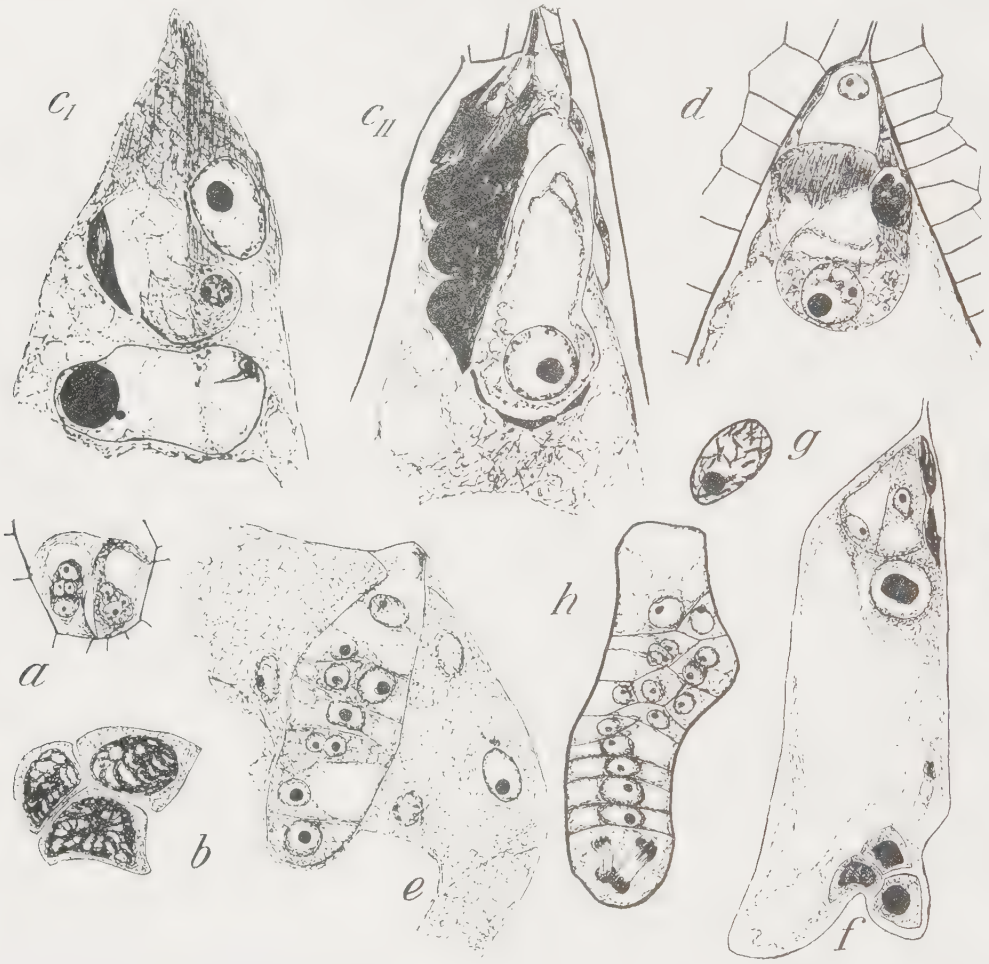


Fig. 11. *a—e Carum carvi.* *a* Antipoden (ungewöhnlich gross). × 520. *b* ältere Antipoden. × 920. c_I c_{II} Oberteil eines Embryosacks bei der Doppelbefruchtung. Ein Spermakern liegt in der Eizelle, der andere ist in Prophase im Zentralkern sichtbar. × 1160. *d* Befruchtete Eizelle, eine Makrospore persistiert. × 670. *e* Mehrzelliger Embryo im Endosperm. × 670. *f Pimpinella saxifraga.* Embryosack. × 400. *g Sium sisarum.* Kern von persistierender EMZ. × 920. *h Anethum graveolens.* Embryo. × 670.

dürfte. Aus der Figur ist ersichtlich, wie Zytoplasma von der umgewandelten Synergide längs der Eizelle hinabgeronnen ist. Der andere Spermakern in diesem Embryosack ist bereits mit dem grossen Zentralkern verschmolzen, und sein Chromatin wird an dessen Rand in Form eines Knäuels sichtbar, das fast aussieht wie das Chromatin in einem Gonotokontenkern, wenn er das Synapsisstadium verlässt.

In Präparaten, in denen sich das Protoplast des Embryosacks etwas kontrahiert hatte, sodass zwischen ihm und der Eizelle ein Zwischenraum entstanden war, war das hinabgeflossene Synergidenplasma an der Eizelle liegen geblieben; und wie bei *Lilium Martagon* (Nawaschin 1909, S. 460) hatte es (wahrscheinlich mit den Spermakernen) sich also zuerst zwischen die Eizelle und das Protoplast des Embryosacks (»Endospermanlage») gedrängt, worauf der eine Spermakern in das Protoplast, der andere in die Eizelle hineingelangt war. Die Spermakerne dürften nicht immer einen »Nukleolus» enthalten. Der mit dem Zentralkern verschmolzene scheint keinen besessen zu haben, und in einigen ganz frisch befruchteten Eikernen, in denen das Chromatin des Spermakerns noch kontrahiert dalag, war nur ein Nukleolus vorhanden. Hier herrschen also ähnliche Verhältnisse wie bei *Saxifraga granulata*, wo sich ein solcher zuweilen in der Chromatinmasse des Spermakerns nach der Kernverschmelzung bildet (Juel 1907), oder wie bei *Primula officinalis*, wo sich ein Nukleolus im Spermakern unmittelbar vor oder nach der Befruchtung bildet (siehe weiter Dahlgren 1916 und die dort angeführte Literatur, ferner Tischler 1922). Irgendwelche chromophilen Substanzen fanden sich in der Eizelle nie, weder vor noch nach der Befruchtung. Der Zygotenkern befindet sich im Ruhestadium, ehe er sich teilt, indem das Chromatin des Spermakerns über den ganzen Kern verteilt ist. Hier herrschen also nicht solche Verhältnisse wie bei verschiedenen Monokotylen und Gymnospermen (siehe Sharp 1921 S. 295—301), wo nicht nur der männliche, sondern auch der weibliche Kern bei der Verschmelzung in Prophase ist und das Chromatin des einen deutlich von dem des anderen bis zur Teilung des Zygotenkerns oder noch später abgegrenzt bleibt.

Drei bis vier Tage (siehe oben) nach der Befruchtung teilt sich die Eizelle (Fig. 11 *e* und Fig. 12 *b*—*h*). Die dabei entstehende basale Zelle ist grösser und plasmaärmer als die apikale. Durch Querwände bildet sich eine Zellreihe, in der die basale Zelle gewöhnlich auch weiterhin eine Zeitlang noch gross und plasmaarm ist. Eine Regelmässigkeit in der Reihenfolge der Zellteilungen scheint nicht zu bestehen. Das apikale Ende des Proembryos ist gewöhnlich nicht in Endosperm eingebettet, sondern in die zentrale Vakuole eingeschoben (Fig. 11 *e*). Bald wird eine wechselnde Zahl der Zellen des Proembryos durch schräge und sogar senkrechte Wände geteilt, während dieser sich gleichzeitig weiter verlängert und weitere Querwände gebildet werden. Die grosse basale Zelle pflegt dann aufgeteilt zu sein. Die Zellen des Proembryos sind gross und ziemlich arm an Plasma. Während er sich verlängert, wird am freien Ende der eigentliche Embryo angelegt, und wie bei *Petroselinum* (Hegelmaier 1878) scheint die Zahl der an seiner Bildung beteiligten Zellen des Proembryos zu variieren. Die folgenden Teilungen daselbst sind nicht an bestimmte Gesetze gebunden. In diesem Stadium ist der ganze Embryo mehr oder weniger gebogen, seine Zellen werden allmählich plasmareicher. Wenn der eigentliche Embryo die Form einer Embryokugel hat, sind die Teilungen im Suspensorteil beendigt, und der Suspensor besteht aus ziemlich kleinen, plasmareichen

Zellen. Er ist am schmalsten in der Nähe der Embryokugel und hat oben drei Zellen in der Breite. Siehe betreffs der Embryobildung auch Allgemeiner Teil.

Während der Entwicklung des Endosperms sammeln sich eine Anzahl Endospermkerne in dem schmalen Chalazateil des Embryosacks. Wie sich die zentrale Vakuole mit Endospermgewebe füllt, geht aus Tafelfig. *d* hervor. Zahlreiche Endospermkerne haben sich gerade eben gleichzeitig geteilt. Die Hypostase war mitten auf der Rapheseite des Samens in weit älteren Stadien sichtbar. Einige persistierende Nuzelluszellen bilden nämlich mit benachbarten Zellen einen Zellkomplex (Hypostase), bestehend aus kleinen Zellen mit chromatinreichen Kernen (Tafelfig. *c*). Nur wenige seiner Zellwände verholzen. Die wenigen »chromophilen Zellen» verlieren ihre Färbbarkeit, und dann bleibt statt ihrer wie bei vielen anderen Umbelliferen eine gräuliche Masse längere Zeit in der jungen Hypostase sichtbar. Zuweilen sah man die — jetzt schwach gefärbten — Kerne und die Wände der chromophilen Zellen, bald aber waren sie verschwunden.

Aegopodium. Bei *Aegopodium Podagraria* L. persistiert die oberste Makrospore oft einige Zeit (Fig. 12 *i*), war aber nicht mehr vorhanden, wenn der Embryosack fertiggebildet war. Dieser zeigte keine Besonderheiten. Die Antipoden scheinen einkernig zu bleiben, die Verschmelzung der Polkerne verzögert sich oft. Eine besondere Fixierung wurde von zwitterigen Blüten aus Seitendolden angefertigt. Einige enthalten Samenanlagen mit vollständigen Embryosäcken. In anderen, in denen die Anthese stattgefunden hatte, fanden sich nur vierkernige oder in etwas jüngeren Blüten gar zweikernige Embryosäcke in den Samenanlagen. Die Entwicklung hatte also eine Verspätung erlitten. In anderen Blüten wiederum gab es weder abgegrenzte Zellen noch Kerne im Embryosack, sondern nur dessen Protoplast.

Pimpinella. Vor allem wurde *Pimpinella saxifraga* L. untersucht, teilweise auch *P. peregrina* L. und *P. rotundifolia* M. Bieb. Die Samenanlage füllt den ganzen Merikarp. Der Nuzellus ist kurz und hat eine Zellschicht zwischen den grossen Makrosporen und der Epidermis. Er ist in etwas älteren Stadien deutlich kampylotrop. Die Makrosporen sind gebildet, wenn das Integument bis zur Höhe des Nuzellusscheitels gewachsen ist. Die Zellulosewände, die sie von einander abgrenzen, sind hier sehr dünn. Wenn der Embryosack einkernig ist, hat er bereits eine bedeutende Grösse, und die übrigen Sporen sind verschwunden. Grosse Teile des Nuzellus werden verdrängt, sodass oberhalb des Eiapparats in der Regel kaum noch eine Spur von ihm zu finden ist. Der fertige Embryosack ist weit und reicht an der Dorsalseite bis unter die Antipoden hinab (Fig. 11 *f*). Bei *P. peregrina* lag die Chalaza noch weiter oben, ebenso bei *P. rotundifolia*, wo der Embryosack kurz, aber sehr breit war. Die Antipoden sind gross, der chalazale unbedeutend verlängert; sie bleiben einkernig. Die Mantelschicht ist wenig entwickelt, der Mikropylenkanal ziemlich lang und doch gerade, obwohl die äussere Seite des Integuments über die innere emporgewachsen ist. Nach der Befruchtung wachsen Samenanlage und Embryosack bedeutend in derselben Richtung wie vorher, und die Chalaza liegt bald mitten auf der Rapheseite des Embryosacks. Auf dieser Seite erfolgt die Endo-

spermbildung viel rascher, und der schmale Chalazateil des Embryosacks ist bald mit Endospermgewebe gefüllt; hier sind die Endospermzellen plasmareich und gross. Auf der äusseren und unteren Seite des Embryosacks besteht das Endosperm lange nur aus Plasma mit zerstreuten Kernen. Hier erfolgt aber die Zerstörung des Integumentgewebes bedeutend schneller als auf der Rapheseite. Wenn die Endosperm-

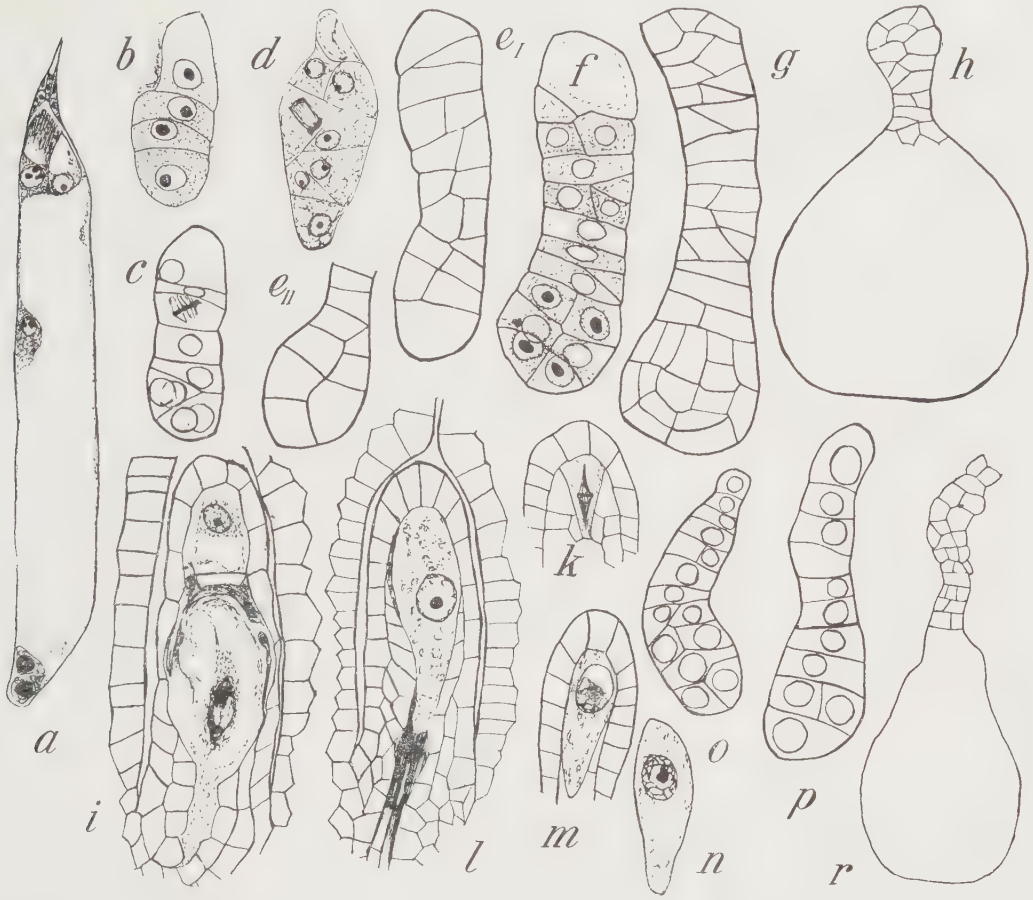


Fig. 12. *a—h Carum carvi.* *a* Embryosack mit zwei Endospermkernen, der eine am Eiapparat. × 225. *b—g* Embryobildung. × 500. *h* Embryo. × 300. *i Aegopodium Podagraria.* Der Kern im einkernigen Embryosack teilt sich. × 500. *k—n Sium sisarum.* *k* Oberteil des Nuzellus; EMZ-Kern in normaler Teilung. × 500. *l—n* stammen von älteren Blütenknospen als *k*. *l* Nuzellus mit EMZ (oder einkernigen Embryosack?). × 500. *m* Persistierende EMZ. × 500. *n* Desgl. Das Chromatin im Kern jetzt nicht kontrahiert. × 500. *o—r Anethum graveolens.* *o, p* Embryobildung. × 500. *r* Embryo. × 300.

zellen wachsen und die zentrale Vakuole des Embryosacks ausfüllen, sind die auf der Dorsalseite (Aussenseite) belegenen besonders lang und plasmaarm (Tafelfig. *e*).

Sium. Angaben über die Entwicklung und das Aussehen des Embryosacks finden sich in Coulter und Chamberlains »Morphology of angiosperms». Über erstere heisst es auf Seite 79: »The few cases among Archichlamydeae in which the mother cells are not known to divide are . . . and at least *Sium cicutaefolium* among

Umbelliferae». Wenn man daran denkt, dass bei fast allen hier untersuchten Umbelliferen die Entwicklung in anderer Weise erfolgt, erschien jene Angabe wenig glaubhaft. Jurica (1922) hat denn auch gefunden, dass auch bei dieser Art vier Makrosporen gebildet werden, deren innerste sich zum Embryosack entwickelt. Hier wurden *Sium latifolium* L. und *S. sisarum* L. untersucht, von letzterem einige im hiesigen Botanischen Garten gezüchtete Exemplare.

Von *Sium latifolium* wurden ziemlich wenige Blüten untersucht. Vier Makrosporen bilden sich; es kam oft vor, dass die oberste am grössten war. Welche von ihnen sich zum Embryosack entwickelte, wurde nicht beobachtet. In dem neugebildeten Embryosack hatten die Antipoden ungewöhnlich grosse Kerne, die sich teilen konnten. Bei *S. sisarum* wurden die abortierenden Samenanlagen oft ziemlich gross und hatten einen gut entwickelten Nuzellus, in dem zuweilen sogar vier Makrosporen beobachtet wurden, deren innerste am grössten war. Ging die Entwicklung in den hängenden Samenanlagen normal vor sich, dann war die EMZ in Teilung, wenn das Integument ungefähr in gleiche Höhe mit dem Nuzellusscheitel gelangt war (Fig. 12 *k*). Zwischen der chalazalen Dyadenzelle bzw. Makrospore und der Epidermis lagen immer sterile Zellen. Juricas Fig. 15, in der die beiden Dyadenzellen — die untere hat keinen schmaleren chalazalen Teil! — unmittelbar von der Epidermis umgeben sind, ist wahrscheinlich nicht korrekt, ebensowenig seine Angabe, dass bei den Umbelliferen »the nucellus has only a single layer of cells surrounding the megaspore», vielmehr finden sich bei *S. cicutaefolium* doch wohl ausserdem auch zahlreiche andere sterile Zellen im Nuzellus. In dem untersuchten Material von *S. sisarum* gab es verschiedene Störungen in der Entwicklung. So ist es oft unmöglich, mehr als drei oder zwei Makrosporen im Nuzellus zu sehen. Ob bei derartiger unvollständiger Makrosporenbildung sich ein Embryosack entwickelt, konnte nicht festgestellt werden. Sehr oft kam es vor, dass sich die EMZ nicht teilte. In diesem Fall degeneriert sie oft nach einiger Zeit, aber in anderen Fällen persistierte sie und wuchs bedeutend. In diesen persistierenden EMZ kann man beobachten, wie sich das Chromatin des Kernes, das anfangs immer deutlich synapsiskontrahiert ist (Fig. 12 *m*), allmählich gleichmässiger im Kern verteilt (11 *g* sieht beinahe aus wie ein unregelmässiges Diakinesestadium), sich später mehr an der Peripherie des Kerns sammelt (Fig. 12 *n*) und schliesslich weniger deutlich wird. Hinsichtlich Fig. 12 *l* kann man sogar im Zweifel sein, ob im Nuzellus ein normaler einkerniger Embryosack ist oder eine umgewandelte EMZ. In der Chalaza war immer eine ungewöhnlich grosse Zahl chromophiler Zellen.

Der auswachsende zwei- oder vierkernige Embryosack zerstört den Nuzellus auf der einen Seite schneller. Gewöhnlich werden auch die Zellen im Scheitel zerstört. In Blütenknospen aus Seitendolden wurde der Nuzellus oft nur an den Seiten verdrängt; sein Scheitel (oft ausserdem auch eine der oberen Sporen) persistierte oberhalb des Embryosacks. Dass der zweikernige Embryosack zuweilen direkt durch Teilung des oben erwähnten, vergrösserten EMZ-Kerns ohne Reduktion der Chromosomenzahl entsteht, ist nicht unwahrscheinlich. Zweikernige Embryosäcke mit

gleicher Lage und von gleicher Grösse wie der in Fig. 12 *l* abgebildete einkernige wurden nämlich mitunter angetroffen. Der neugebildete Embryosack ist klein und schmal, wächst aber ganz bedeutend vor der Befruchtung. Die Mantelschicht ist gut entwickelt. Die Antipoden sind plasmareich, und manchmal teilt sich ihr Kern. Die Polkerne sind lange in Kontakt, was auch von Coulter und Chamberlain (l. c., S. 96) beobachtet wurde, und wandern ein Stück zusammen im Embryosack hinauf. Die Synergiden sind lang und plasmareich. Der Mikropylenkanal ist ziemlich lang, und auf dem Funikulus finden sich obturatorartige Auswüchse. Bei und nach der Befruchtung sind die Mantelschichtzellen gross und plasmaarm. In einer Samenanlage, die wahrscheinlich nicht befruchtet war, waren sie sehr gross und nahmen einen grossen Teil des Hohlraums im Embryosack ein; an der Mikropyle befanden sich Eizelle und Zentralkern, am Antipodenende vier grosse Kerne im Kontakt. Diese waren alle von gleicher Grösse wie der Zentralkern.

Die gemachten Beobachtungen konnten darauf hindeuten, dass der Embryosack sich zuweilen direkt ohne Reduktion der Chromosomenzahl aus der EMZ entwickelte, ähnlich wie bei vielen apogamen Pflanzen, wo sich ja z. B. bei *Thalictrum purpurascens* (Overton 1904) zwei Arten von Embryosäcken bilden (s. auch S. 41 dieser Abhandlung). Das fixierte Material reichte jedoch nicht aus, um die Sache zu entscheiden, und es ist sehr schwer, Präparate mit Kernteilungen im Embryosack zu erhalten, weshalb die Frage bis auf weiteres offen bleiben muss. Vielleicht sind die erwähnten Veränderungen im EMZ-Kern ganz einfach eine Degenerationserscheinung. Die Pflanzen, denen die Blütenknospen entnommen waren, waren von Blattläusen angegriffen. Trotzdem entwickelten sich aber an ihnen grosse Früchte mit kräftigen Embryonen.

Ammineae—Seselinae.

Anethum. Bei *Anethum graveolens* L. sind die aufsteigenden Samenanlagen klein und haben im allgemeinen keine EMZ. Kurz vor der Befruchtung wächst aber ihr Integumentgewebe (s. *Orlaya*), und dessen Epidermiszellen werden plasmareich. Der Platz in den Ovarien ist anfangs knapp. Die jungen Samenanlagen hängen bald gerade herunter und haben ihre Spitze am Boden des Ovariums. Sie sind ziemlich lang, schmal und gebogen, die konkave Seite zur Scheidewand hingewendet. An der Spitze der Samenanlage bilden sich allmählich, noch bevor das Integument sichtbar wird, einige EMZ. Bisweilen sind es nur zwei, am häufigsten dürften es drei sein, aber bis zu sechs EMZ wurden beobachtet, die den apikalen Teil der Samenanlage ausfüllten. Während das Ovarium sich erweitert, wächst das Integument langsam aus. Der Nuzellus wächst bald zu bedeutender Länge, in der Chalazagegend werden eine Anzahl Zellen in gewöhnlicher Weise stark chromophil, und die EMZ stossen bald an einige derselben an. Der Funikulus verlängert sich, und die Umbiegung der Samenanlage beginnt. Der lange Nuzellus stösst dabei an die Ovarialwand (Fig. 13 *a*), da sich das Ovarium nicht schnell genug erweitert hat.

Er wird gewöhnlich stark gebogen, aber in verschiedenen Fruchtknoten in ungleichem Masse, da seine Länge immer ungefähr dieselbe ist, während der Fassungsraum der Ovarien sich als recht verschieden erwies. Besonders in Blütenknospen aus Seitendolden waren sie eng, und hier war die Biegung des Nuzellus häufig sehr stark. Die EMZ teilt sich früh, ja sogar vor den Pollenmutterzellen, noch ehe das Integument die halbe Höhe des Nuzellus erreicht hat. Die Teilungen sind beendigt, wenn der basale Teil des Nuzellus in der Horizontalebene liegt, während der apikale noch nach dem Boden des Ovariums hin gebogen ist. In dieser Lage verbleibt die Samenanlage einige Zeit, während das Integument bis zur Höhe der Spitze des Nuzellus hinaufwächst, der gerade wird im selben Masse, wie das Ovarium sich erweitert (vgl. Fig. 13 *e*). Einige Male degenerierte der Nuzellus, ohne sich gerade zu strecken, sein apikaler Teil war allzu stark zwischen Integument und Fruchtwand eingeklemmt.

Nach der Teilung der EMZ findet man im Nuzellus ein Gewimmel von Makrosporen, sterile Zellen sowie eine oder die andere ungeteilte, degenerierende EMZ. Das Grössenverhältnis der Makrosporen zu einander variiert, und einige dürften schnell degenerieren. Die andern persistieren lange. Der Nuzellus verlängert sich aufs neue. Die Makrosporen wachsen dabei in die Länge, aber auch in die Breite, und werden häufig zwischen einander eingekeilt. Ihre Wände sind immer sehr deutlich und werden von Lichtgrün stark gefärbt. Ihr Inhalt ist spärlich, oft sind mehrere von ihnen vollständig leer, und nicht einmal den Kern kann man entdecken, da er sich offenbar aufgelöst hat. In den meisten Fällen ist er jedoch noch vorhanden, nur ist er schwach färbbar. Eine der chalazalen Makrosporen wächst immer, oft gleichzeitig mit einer benachbarten, ein Stück weiter abwärts in die Chalaza, wobei sie zum Teil die dortigen chromophilen Zellen verdrängt (Fig. 13 *b* und *e*). Alle die erwähnten Veränderungen im Nuzellus erfolgen recht schnell, bevor die Samenanlage sich fertig gewendet hat. Der Nuzellus behält dieses Aussehen lange. Allmählich aber weitet sich die Makrospore, die den Embryosack bilden soll, indem sie in ihrem oberen Teil die um sie herum befindlichen Nuzluselemente verdrängt (Fig. 13 *b*). Die Zytoplasmamenge vermehrt sich, der Kern wächst und liegt gewöhnlich nach einiger Zeit mitten im Embryosack, während er vorher in dessen oberen Teil an der Wand gelegen hatte. Nach der Kernteilung sind die beiden entstandenen Kerne nebeneinander belegen, aber der obere wandert dann bis zur oberen Grenze der Makrospore hinauf. Der Zytoplasmastrang zwischen ihnen verschwindet. Der neugebildete vierkernige Embryosack ist recht kurz, aber ziemlich breit. Seine unteren Kerne liegen gleich hoch, im Gegensatz zu dem, was bei den meisten vorher beschriebenen Umbelliferen der Fall war, und sein nach unten verlaufender Teil ist kurz. Nunmehr befreit sich der Embryosack vom Nuzellus, gewöhnlich ohne dass die oberhalb liegenden Makrosporen verdrängt werden, indem der Embryosack sich noch nicht verlängert hat, was er erst nach dem Verlassen des Nuzellus tut. Der noch kurze, vierkernige Embryosack zerstört also die an den Seiten liegenden Zellen, wobei auf der einen Seite auch die Nuzellusepidermis eine

mehr oder weniger lange Strecke weit aufgelöst wird (Fig. 13 *c*). Zuweilen erfolgt der Durchbruch jedoch höher oben, als es an dem abgebildeten Nuzellus zu sehen ist. Wenn der Embryosack an das Integument grenzt, verlängert er sich und wächst zwischen diesem und dem Nuzellus empor, wobei sein unteres Ende tief unten in der Chalaza liegen bleibt, während sich das obere neben die innere Mündung des Mikropylenkanals legt (vgl. Fig. 13 *f*). Bisweilen wurde dann die Integu-

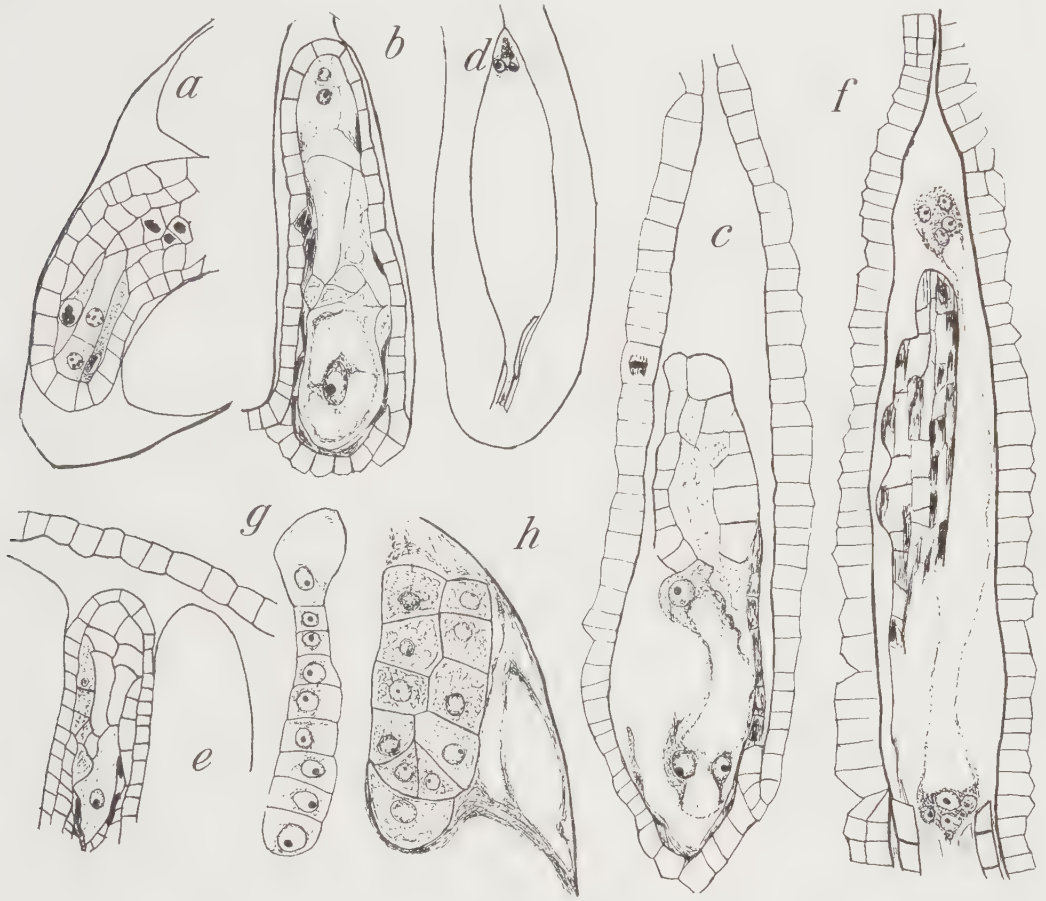


Fig. 13. *a—d Anethum graveolens. a* Nuzellus gebogen, an die Fruchtknotenwand stossend. × 500. *b* Nuzellus mit einkernigem Embryosack. × 500. *c* Der vierkernige Embryosack bricht aus dem Nuzellus aus. × 500. *d* Embryosack in der Samenanlage unmittelbar vor der Befruchtung. × 80. *e—h Foeniculum vulgare. e* Das Integument wächst über den nunmehr geraden Nuzellus. × 300. *f* Achtkerniger Embryosack, aus dem Nuzellus herausgewachsen. × 500. *g* Normaler Proembryo. × 500. *h* Embryo aus Samen mit degeneriertem Endosperm. × 500.

menthöhlung vom Nuzellus ausgefüllt, bisweilen war sie grösser als dieser. Fertige, neugebildete Embryosäcke waren im ersteren Falle nicht länger als der Nuzellus. Der Makrosporeninhalt des Nuzellus ist dann aber degeneriert und ohne deutliche Struktur.

Der neugebildete Embryosack ist noch ziemlich klein und von einer deutlichen Mantelschicht umgeben. Die plasmaarmen Antipoden liegen weit unten in der

Chalaza; oft liegen zwei grössere, jedoch nur wenig verlängerte, nebeneinander und einer darüber. Die bei vorher beschriebenen Umbelliferen gewöhnliche Anordnung mit einem langen chalazalen Antipoden findet man hier also nicht, weil hier der abwärtsgehende Teil des Embryosacks, aus dem jener sonst gebildet wurde, kurz und breit war. Die Antipoden sind ziemlich gross, plasmaarm und ephemer, doch können die chromophilen Kerne eine Zeitlang unterschieden werden, während die Grenze der Zellen dagegen undeutlich wird. Der Kern der Antipoden teilt sich ziemlich selten. Die Polkerne liegen einige Zeit in Kontakt. Die Zellen des Eiapparats sind verhältnismässig klein, die Synergiden spitz. Einen Nuzellusrest findet man natürlich niemals oberhalb des Eiapparats. Der Embryosack nimmt vor der Befruchtung ganz bedeutend an Grösse zu, sein Volumen vervielfältigt sich, er ist plasmaarm. Der Nuzellus tritt nach der Zunahme weniger hervor und bleibt an der Basis des Embryosacks, wo er sich allmählich auflöst. Die um die Antipoden liegenden Nuzelluszellen lösen sich teilweise auf, der Embryosack erhält dadurch eine chalazale Vertiefung, die besonders dadurch hervortritt, dass er sich hier im Gegensatz zu seinen übrigen Teilen nicht erweitert (Fig. 13 *d*). Ein Abwärtswachsen des Embryosacks in die Chalaza erfolgt jedoch nicht, der Abstand von der unteren Oberfläche der Samenanlage bleibt gleich. Eine Gruppe Zellen in der Chalaza hatte verholzte Wände. Die Epidermiszellen am Funikulus werden plasmareich und die auf seinem unteren Teil sind verlängert; der Mikropylenkanal ist ziemlich lang und gebogen. Die Endospermbildung ging in gewöhnlicher Weise vor sich und der Embryosack wurde bald (in ähnlicher Weise wie bei *Archangelica*) mit Gewebe ausgefüllt. Der in der Chalaza befindliche schmale Teil des Embryosacks obliterierte. Die Ausbuchtung verschwand dadurch, dass das sie umgebende Integumentgewebe sich zusammenschloss, wodurch die untere Endospermgrenze, an der sich eine Ansammlung von Zytoplasma mit Kernen gebildet hatte, von der untere Fläche des Samens weiter entfernt wurde. Wo die Basis des Nuzellus war, verblieben unten in der Chalaza einige chromophile Zellen, und ein Strang stark verlängerter, schmaler Zellen erstreckte sich von dort nach dem Embryosack hinauf. Eine deutliche Hypostase (wie bei *Carum*) fehlte jedoch. Die Entwicklung des Embryos begann später als bei *Carum*, und der eigentliche Embryo wurde in der Regel angelegt, bevor sich einige Zellen im Suspensorteil vertikal geteilt hatten (Fig. 12 *p*). (Ausnahme s. Fig. 11 *h*, wo der eigentliche Embryo gerade angelegt wird.)

Foeniculum. Die Entwicklung erfolgte bei *Foeniculum vulgare* Mill. ganz genau so wie bei *Anethum*. Der Nuzellus war auch hier lang und streckte sich unter die EMZ; und hier konnte man noch deutlicher sehen wie der einkernige Embryosack in diesen sterilen Teil des Nuzellus hinunterwächst, (Fig. 13 *e*). Der vierkernige Embryosack dürfte im allgemeinen den Nuzellus etwas höher oben durchbrechen als bei *Anethum*. Der neugebildete Embryosack war von gleicher Höhe wie der Nuzellus (Fig. 13 *f*). Im übrigen waren in der Regel Samenanlage, Nuzellus und Embryosack grösser als bei *Anethum*. In der Chalaza findet sich ein Strang von verlängerten, teilweise auseinandergefallenen Zellen unter dem Embryo-

sack, die wahrscheinlich im Dienste der Nahrungsleitung stehen und wie bei *Anethum* entstanden sind. Der Embryo bildete zunächst eine Reihe von mehreren plasmaarmen Zellen (Fig. 13 *g*). In einigen älteren Früchten war degeneriertes Endospermgewebe, und der Embryo hatte eine abweichende Form, da sämtliche Proembryozellen der Länge nach geteilt waren, obwohl die Entwicklung des eigentlichen Embryos aus der apikalen Zelle noch nicht begonnen hatte; die Endospermverhältnisse waren hier ähnlich den bei *Ammi* beschriebenen.

Aethusa. Auch bei *Aethusa cynapium* L. erfolgte die Entwicklung in ähnlicher Weise. In der hängende Samenanlage waren 3 bis 6 EMZ, im allgemeinen waren es mehr als bei *Anethum*. Zwischen deren basalen Teil und der Epidermis waren sterile Zellen eingeschoben. In Fig. 14 *a* sieht man drei EMZ mit Kern in Metaphase, und ausserdem waren noch zwei EMZ in diesem Nuzellus vorhanden, von denen die eine in der Figur undeutlich sichtbar ist. Die Teilungen in den Pollenmutterzellen waren in der Blüte, der diese Samenanlage zugehörte, gerade beendigt. Nach der Makrosporenbildung zeigte der Nuzellus denselben Anblick wie bei den vorhergehenden Arten mit schwarzen degenerierten Zellen, sterilen Zellen, degenerierenden EMZ und vor allem mit zahlreichen ausgewachsenen Makrosporen, arm an Inhalt, doch mit sehr deutlichen Wänden. Der Nuzellus biegt sich auch hier während der Wendung der Samenanlage, wird aber später wieder gerade bis auf eine schwach S-förmige Krümmung. Der vierkernige Embryosack hat dasselbe Aussehen wie bei den beiden vorigen Arten. Der Eiapparat ist klein und hat kleine Kerne. In einer Samenanlage fand sich ein kleiner, plasmaarmer, vierkerniger Embryosack neben dem normalen. In der Chalaza war eine Zellgruppe mit verdickten und verholzten Wänden. Wie bei *Anethum* und *Foeniculum* war kein Obturator auf dem Funikulus vorhanden. In einer jungen Frucht hatte die Samenanlage in dem einen Merikarp ein recht grosses Endosperm, während im anderen der Embryosack zwar wahrscheinlich befruchtet war, aber Eizelle und Zentralkern sich nicht geteilt hatten, jene war gross und plasmaarm; Samenanlage und Embryosack hatten jedoch dieselbe bedeutende Grösse erlangt wie in dem andern Merikarp; die Mantelschicht war verdrängt.

Seseli. Untersucht wurden *Seseli montana* L. und *S. gracile* Waldst. et Kit., beide aus dem hiesigen Botanischen Garten. Die abortierende Samenanlage im Merikarp ist klein, bei *S. montana* war sie einmal ins Ovarium hinuntergewachsen und hatte dort eine ähnliche Ausbildung erhalten wie die normale. Im Nuzellus der hängenden Samenanlage werden, soweit sich aus den ziemlich wenigen untersuchten Präparaten so junger Blütenknospen beurteilen lässt, gewöhnlich zwei, aber manchmal drei oder auch nur eine EMZ ausgebildet. In der Regel bilden sich zwei Makrosporentetraden, die dann bald ähnlich aussehen wie bei *Anethum*. Der Nuzellus ist hier bedeutend kürzer, aber er biegt sich dennoch bei *S. montana* bei der Wendung der Samenanlage. Die auswachsende Makrospore wächst nur wenig in die Chalaza hinunter, ehe sie durch den Nuzellus emporwächst, der in der Nähe

des Scheitels durchbrochen wird, wobei die Epidermis als Schale an der Basis des Embryosacks zurückbleibt. Der vierkernige Embryosack gleicht dem bei *Anethum*.

Bei *S. gracile* wuchsen oft mehrere Makrosporen zu Embryosäcken aus. Einige Male war bei dieser Art eine Makrospore in die Chalaza hinuntergewachsen und hatte sich dort zum Embryosack ausgebildet, der jedoch nicht älter als im Vierkernstadium beobachtet wurde. Er liegt in einem grossen Hohlraum, der mit dem des normalen Embryosacks in Verbindung steht. In jenem fanden sich einmal zwei noch junge Embryosäcke, sodass die Samenanlage also drei solche gleichzeitig enthielt. In der Literatur sind einige Fälle beschrieben, in denen ein Embryosack auf diese Weise eine andere Richtung einschlagen und in die Chalaza hinunterwachsen kann; dies geschieht z. B. ziemlich oft bei *Asperula montana* (Lloyd 1902), wo er sogar in den Funikulus hinauswuchs, bei *Erigeron glabellus* (Carano 1920 und 1921), bei *Cardamine bulbosa* (Schwarzenbach 1922) sowie einmal bei *Alchemilla pastoralis* (Murbeck 1902). Diese alle haben ein mehrzelliges Archespor und bilden eine grosse Zahl von Makrosporen. Es ist möglich, dass der Druck der obenliegenden Sporen eine Zeitlang das Aufwärtswachsen der keimenden Makrospore verhindert hat, wodurch ein Wachstum in entgegengesetzter Richtung bisweilen ausgelöst wurde.

Bei *S. gracile* pflegten, wie erwähnt, recht oft ausser dem normalen Embryosack auch noch andere aufzuwachsen. Diese wurden von einer oder einigen der persistierenden Makrosporen gebildet. Sie waren jünger als der normale, was darauf hindeutet, dass diese Makrosporen sich später entwickelten, und ausserdem waren sie auch immer kleiner als jener, selbst wenn sie vollständig ausgebildet waren. Gewöhnlich schossen sie von der Chalazagegend gerade hinauf in den Embryosack. Häufig, besonders wenn sie noch jung waren, waren sie von einer sehr deutlichen, mittels Lichtgrün färbbaren Wand umgeben (Fig. 15 *a* und *b*). Dies ist die Makrosporenwand, die sich im selben Masse erweitert hat, wie der Embryosack gewachsen ist. Sie ist jedoch, wenn er eine gewisse Grösse überschritten hat, weniger deutlich. Gewöhnlich war nur ein solcher sekundärer Embryosack vorhanden, oft aber waren es mehrere; es wurden bis zu fünf solche beobachtet, und, sobald es mehr als einer war, reichten sie immer verschieden hoch hinauf im Embryosack; einige von ihnen waren also, auch wenn sie ganz ausgewachsen waren, nur sehr kurz. Häufig waren sie vollkommen normal ausgebildet (Fig. 15 *a*). Die Zellen des Eiapparats erhielten jedoch nicht ihre definitive Gestalt. Der verlängerte Oberteil der Synergiden wird nicht ausgebildet, sondern sie bleiben isodiametrisch; oft waren sie rund. Die Vakuolen waren selten typisch ausgebildet. Es scheint, als sei ein Kontakt mit festem Gewebe an der inneren Mündung des Mikropylenkanals eine notwendige Bedingung für die Ausbildung eines völlig normalen Eiapparats. Die Polkerne verschmelzen, und der gebildete Zentralkern liegt dicht am Eiapparat. Einmal fanden sich in einem sekundären Embryosack drei Polkerne (Fig. 15 *b*), die gerade miteinander verschmolzen. Oft waren Kerne, bezw. Zellen nur an dem nach dem Integumenthohlraum zu liegenden Ende des sekundären Embryosacks vorhanden; am chalazalen Ende fehlten sie. In dem im Sommer 1921 fixierten

Material fanden sich sekundäre Embryosäcke in etwa 35 bis 40 % der Samenanlagen, die Blüten angehörten, die kurze Zeit vor oder nach der Anthese gesammelt worden waren; in dem im Sommer 1922 fixierten Material waren sie bedeutend seltener, nämlich nur in 12 bis 15 %, obwohl die Zahl der Fixierungen grösser war. Das Individuum, dem die Blüten entnommen waren, war das gleiche, und möglicherweise kann die Verschiedenheit in der Temperatur der beiden Jahre — der Sommer 1921 war ungewöhnlich warm und sonnig, der Sommer 1922 dagegen kalt und regnerisch — die Ursache für genannte Verschiedenheit sein. Ein Fall, in dem man deutlich eine Befruchtung eines der sekundären Embryosäcke hätte konstatieren können, kam nicht vor. Bei *Cardamine bulbosa* hat Schwarzenbach kürzlich ähnliche Verhältnisse gefunden (1922, Seite 483). Ein vielzelliges Archespor ist vorhanden, 1 bis 6 Embryosäcke entwickeln sich mehr oder weniger weit, nur einer von ihnen wird befruchtet; diesen nennt der Verfasser primär, die übrigen, die degenerieren, sekundär.

Mit einigen Worten sei auch der normale Embryosack von *S. gracile* erwähnt. Er wächst stark vor der Befruchtung. Seine Breite variierte bedeutend in Samenanlagen von gleichem Alter. Der Mikropylenkanal war bald gerade bald mehr oder weniger gebogen. Auf dem Funikulus befand sich zuweilen ein kleinerer Obturator. In den älteren Blüten erfolgte gewöhnlich Befruchtung. Recht oft unterblieb sie aber auch, und die Mantelschichtzellen wuchsen dann mehr als gewöhnlich, wuchsen in den Hohlraum des Embryosacks hinein und teilten sich dort. Endosperm- und Embryobildung zeigten keine Abweichungen. Sämtliche Kerne des Endosperms waren in Teilung in einer Samenanlage von *S. gracile*, in der sich zwei Zellschichten auf der Rapheseite des Endosperms bildeten. Der Embryo war in dieser Samenanlage nur zweizellig. Der in Fig. 14 *b* abgebildete Embryo gehörte zu einer Samenanlage, die mit Endospermgewebe ausgefüllt war. Die Embryoentwicklung erfolgt also anfangs langsam. Fig. 14 *c* zeigt ein älteres Stadium. Bei *S. montana* enthielten besonders die im chalazalen Teil des Endosperms befindlichen Zellen hypertrophierte Kerne von oft unregelmässiger Form mit grossem Nukleolus und drei- bis viermal so grossem Durchmesser wie die gewöhnlichen Endospermkerne.

In einigen älteren, im Herbst fixierten Früchten von *S. gracile* war das Endosperm in Degeneration. Die Zellen waren an vielen Stellen völlig entleert, nur die Wände waren noch vorhanden. Andere Zellen enthielten grosse Vakuolen, die sich als Einleitung der Auflösung gebildet hatten. Die Kerne waren in einer oder der anderen Zelle bedeutend vergrössert. An anderen Stellen wiederum war das Endosperm eingetrocknet. Die Embryokugel war tot, der breite Suspensor dagegen schien gesund zu sein. Denken wir uns diese Auflösung und Degeneration eine Zeitlang fortgesetzt, dann würden wir genau dieselben Verhältnisse erhalten, wie sie bei *Ammi* beschrieben worden sind.

Oenanthe. Die Entwicklung bei *Oenanthe pimpinelloides* L. weicht von der der zuletzt geschilderten Umbelliferen ab und zeigt dagegen Ähnlichkeit mit der der vorhergehenden Gruppen. In den Kleindolden findet man immer zahlreiche männ-

liche Blüten, in denen sich die angelegten Ovarien nicht erweitern und die vier Samenanlagen sehr klein und ohne Integument blieben. In den normalen Samenanlagen wurde stets nur eine EMZ ausgebildet, die vier Makrosporen hervorbringt, wenn das Integument über den Nuzellus hinaufwächst. Die Teilung der Pollenmutterzellen ist dann längst beendet. Der Nuzellus ist ziemlich kurz und hat ein

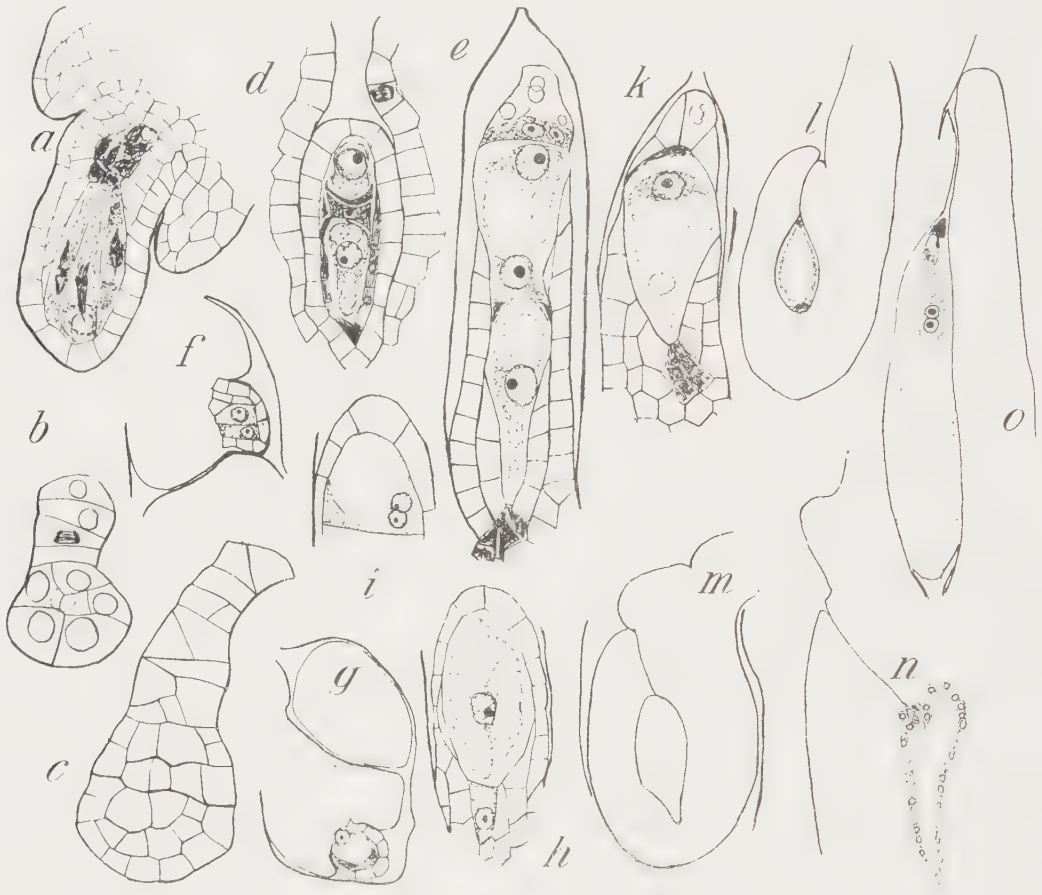


Fig. 14. *a Aethusa cynapium.* Nuzellus. Ausser den in diesem Schnitt befindlichen waren noch 2 EMZ vorhanden. × 500. *b Seseli montana.* Embryo. × 500. *c S. gracile.* Embryo. Dermatogen wird gebildet. × 500. *d—e Oenanthe pimpinelloides. d* Nuzellus mit Makrosporen. × 500. *e* 2 Makrosporen im Keimen. × 500. *f—h Portenschlagia ramosissima. f* Aufsteigende Samenanlage. × 300. *g* Merikarp mit rudimentären Samenanlagen. × 300. *h* Nuzellus, Makrospore 3 (?) gross. × 500. *i Silaus tenuifolius.* Oberteil eines Nuzellus. Der Kern geteilt in einer der degenerierenden Makrosporen. × 500. *k—l Meum athamanticum. k* Nuzellus mit zweikernigem Embryosack. × 500. *l* Samenanlage mit Endospermkernen. × 45. *m—n Angelica silvestris. m* Samenanlage. × 45. *n* Oberteil der Samenanlage nach der Befruchtung. Das Endosperm schiebt sich über die Eizelle hinauf. × 80. *o Levisticum officinale.* Teil einer Samenanlage mit befruchtetem Embryosack (s. Fig. 15 c_{I} und c_{II}). × 80.

Lager steriler Zellen zwischen den Makrosporen und der Epidermis. Die Makrosporen verhalten sich nicht so wie bei *Anethum.* Sie wachsen eine Zeitlang, aber dann degenerieren sie, gewöhnlich zuerst die beiden obersten, die oft in gleicher Höhe lagen; zuweilen jedoch hatte die oberste eine grössere Lebensdauer (Fig. 14 *d*).

Die chalazale Makrospore entwickelt sich zum Embryosack, doch dürfte dies nicht immer der Fall sein (Fig. 14 *e*): hier ist Spore 3 ein zweikerniger Embryosack, Spore 4 ist gross und muss als einkerniger Embryosack bezeichnet werden, die Sporen 1 und 2 liegen in gleicher Höhe und sind klein. Der Nuzellus wird zuerst ringsherum an den Seiten verdrängt, dann aber gewöhnlich auch am Scheitel. Manchmal findet man aber doch noch Reste der Nuzellusepidermis oberhalb des Eiapparats, und auch eine persistierende Makrospore wurde hier einmal beobachtet, die die Synergiden daran hinderte, ihre definitive Form anzunehmen.

Der Embryosack ist ziemlich kurz, wenn auch breit. Die Mantelschicht ist sehr gut entwickelt. Der Mikropylenkanal ist gerade, und auf dem Funikulus befindet sich ein Obturator. Die Synergiden sind gross, die Eizelle ist ungewöhnlich breit und enthält oft, aber nicht immer, chromophile Körner vor der Befruchtung. Der Zentralkern legt sich früh an den Eiapparat. Die Antipoden, anfangs drei, darunter eine lange chalazale, machen stets wie bei *Astrantia* und *Eryngium* Teilungen durch, wobei höchstens zehn Zellen gebildet werden. Der chalazale Antipode teilt sich gewöhnlich zuerst.

Portenschlagia. Von *Portenschlagia ramosissima* Vis. wurde nur eine Fixierung gemacht, sie stammte von dem im hiesigen Botanischen Garten befindlichen Exemplar. Die jüngsten Blüten waren Seitendolden hoher Ordnung entnommen, sodass die beobachtete Entwicklung vielleicht nicht die typische ist. Die abortierenden Samenanlagen hatten die Tendenz, in das Ovarium hinunterzuwachsen (Fig. 14 *f*), wo sie dann eine ähnliche Ausbildung erhielten wie die hängenden. Fast immer waren sie gut entwickelt mit kurzem Integument und einer oder zwei EMZ, von denen sich oft wenigstens die eine teilte und die Entstehung von vier unregelmässig liegenden Makrosporen bewirkte, die jedoch bald degenerierten. Die hängenden Samenanlagen waren kurz. Ihr Nuzellus wurde mit einer grossen EMZ beobachtet, ausser dieser war zuweilen eine kleinere da, die im Begriff war, verdrängt zu werden. Ein Nuzellus mit zwei jungen Makrosporentetraden wurde auch wahrgenommen, und es ist nicht möglich zu sagen, ob ein ein- oder mehrzelliges Archespor das Typische ist. Der Nuzellus ist auch nach der Sporenbildung ungewöhnlich kurz. Die Makrosporen nehmen ein ähnliches Aussehen an wie bei *Anethum*. Die chalazale wächst nach oben und füllt bisweilen den ganzen Nuzellus (Fig. 14 *h*), der wie bei *Seseli* am oder nahe am Scheitel an einer begrenzten Stelle zerstört wird, sodass die Epidermis um die Basis des Embryosacks herum erhalten bleibt. Letzterer ist ziemlich breit, schwach kampylotrop und enthält kleine Zellen. Die Mantelschicht ist gut entwickelt. In einigen Fruchtknoten fanden sich Samenanlagen, die klein und in der Entwicklung des sterilen Gewebes zurückgeblieben waren, während die des sporogenen normal erfolgte; so enthielt beispielsweise eine Samenanlage, die noch klein und gerade war und ein unbedeutendes Integument besass, einen einkernigen Embryosack (Fig. 14 *g*).

Athamanta. Bei *Athamanta Matthioli* Wulf. fand sich immer nur eine EMZ, die in Teilung war, wenn die Samenanlage in der Horizontalebene lag. Über ihr

teilen sich zuweilen einige Epidermiszellen periklin. Dann waren bereits eine Zeitlang einkernige Pollenkörner in den Antheren vorhanden. Der fertige Embryosack ist ziemlich lang und schmal. Die Antipoden sind reich an Plasma.

Silaus. Bei *Silaus tenuifolius* DC. hatten die aufsteigenden abortierenden Samenanlagen verschiedene Ausbildung. In Fixierungen aus dem Jahre 1921 war das Integument ein kurzes Stück ausgewachsen, ein mehr oder weniger langer Nuzellus war sichtbar. Dieser enthielt Makrosporen (jüngere Stadien wurden nicht untersucht), deren Zahl zwischen eins und vier variierte. Zuweilen war eine einzige vierkernige vorhanden, oder es waren zwei zweikernige oder vier einkernige, oder aber vier Makrosporen, wo in einer oder der anderen der Kern sich geteilt hatte. 1922 waren die Samenanlagen schlechter entwickelt, und nicht immer wurde eine EMZ in ihnen angelegt. Makrosporen bildeten sich nicht. Die hängenden Samenanlagen enthalten nur eine EMZ, und sterile Zellen liegen zwischen dieser und der Epidermis nicht nur um ihren unteren Teil. Der Nuzellus ist ziemlich breit und kurz und hat zahlreiche chromophile Zellen in der Chalaza. Die chalazale Makrospore wuchs — wenigstens zuweilen — ein wenig in die Chalaza hinab, ohne jedoch diese Zellen zu verdrängen. Die Makrosporen erhalten ein ähnliches Aussehen wie bei *Anethum*, werden gross, plasmaarm und haben deutliche Wände. Eine oder mehrere persistieren oft, und manchmal hatte sich in einer solchen Makrospore der Kern geteilt, sodass sie zwei kleine, dicht nebeneinander liegende Kerne enthielt (Fig. 14 *i*). In dem vierkernigen Embryosack liegen die chalazalen Kerne in gleicher Höhe. Der Nuzellus wird erst an den Seiten verdrängt, und an der Mikropyle bleiben Epidermisreste übrig sowie ausserdem zuweilen eine oder zwei Makrosporen, was bewirkt, dass der Eiapparat auf der Seite liegt und eine Zeitlang nicht seinen richtigen Platz einnehmen kann. Die Antipoden sind ziemlich gross und persistierend; einer von ihnen liegt etwas weiter unten in der Chalaza und ist länger als die anderen.

Meum. *Meum athamanticum* Jacq. hatte einen ziemlich kurzen Nuzellus, der immer nur eine EMZ enthielt, wenn die Antheren einkernige Pollenkörner enthielten. Die EMZ war ziemlich klein, und zwischen ihr und der Epidermis liegen sterile Zellen. In Samenanlagen, in denen die EMZ degeneriert war, war die Zahl der sterilen Zellen grösser als normal. Die chalazale Makrospore wächst zum Embryosack aus, der den Nuzellus zumeist erst längs den Seiten zerstört, während der Scheitel lange unversehrt bleibt (Fig. 14 *k*). Die Makrosporen bekommen kein solches Aussehen wie bei *Anethum*. Eine der oberen Makrosporen kann noch persistieren, wenn der Embryosack fertiggebildet ist, und dessen Eiapparat liegt dann zuweilen seitlich; wenn die Makrospore sehr gross war, konnten die Synergiden dann bisweilen ihren spitzen oberen Teil nicht ausbilden, sondern waren kugelförmig (siehe *Seseli*). In der persistierenden Makrospore war der Kern manchmal geteilt. Der Nuzellus wurde mitunter in der Weise verdrängt, dass keine Makrospore und nur ein ganz unbedeutender Epidermisrest persistierte. Die chalazalen Kerne des vierkernigen Embryosacks liegen in gleicher Höhe. Die Samenanlage

ist gross und hat ein dickes Integument. Der fertige Embryosack ist breit aber recht klein und wächst auch nach der Befruchtung verhältnismässig wenig (Fig. 14 *l*). Die Zellen der Mantelschicht sind dann sehr plasmareich, waren aber vorher nicht besonders bemerkbar. Der chalazale Nuzellusrest ist ziemlich unbedeutend, und dort liegen die ziemlich grossen Antipoden, deren Kerne sich in der Regel teilen. Die Zellwände der deutlichen Hypostase werden von Saffranin kaum gefärbt. Die Zellen des Eiapparats sind ziemlich gross, und neben ihn legt sich frühzeitig der Zentralkern. Die männlichen Blüten waren sehr zahlreich auch in den ältesten Dolden. In den zwitterigen Blüten kamen häufig Anomalien vor. In vielen Samenanlagen entwickelte sich kein Embryosack. Eine Samenanlage war apotrop, enthielt aber einen schmalen vierkernigen Embryosack. Das Integument war zuweilen ungewöhnlich gross und dick. Es hatte auf der Funikulusseite einer Samenanlage eine so kräftige Ausbildung erhalten, dass der fertiggebildete Embryosack in der Horizontalebene lag.

Peucedaneae—Angelicinae.

Angelica. Untersucht wurden teils *Angelica silvestris* L., teils *A. lucida* L., eine der nordamerikanischen Arten, die im Botanischen Garten vorhanden war. Die jüngeren Stadien wurden bloss bei letzterer studiert. Der Nuzellus enthält gewöhnlich zwei bis drei EMZ und ist kürzer als bei *Anethum*. Oft teilt sich wahrscheinlich nur eine von diesen, und die Makrosporen nehmen dasselbe Aussehen an wie bei *Anethum*, d. h. gewöhnlich scheint bloss eine Makrosporentetrade in dieser Weise ausgebildet zu sein. Die unterste Makrospore wächst zuerst etwas in die Chalaza hinunter, aber dann aufwärts in den Nuzellus, wobei sie die übrigen Sporen zerstört. Nach der Kernteilung liegen die beiden entstandenen Kerne eine Zeitlang ganz dicht beisammen, wandern aber dann auseinander. Der vierkernige Embryosack erfüllt den Nuzellus fast gänzlich, der schliesslich hoch oben nahe dem Scheitel in der Weise durchbrochen wird, dass die Nuzellusepidermis um die Basis des Embryosacks herum erhalten bleibt und sich dort auf der einen Seite höher hinauf erstreckt. Der Embryosack, der neugebildet noch ziemlich klein und schmal ist, nimmt vor der Befruchtung bedeutend an Grösse zu. Bei der Anthese ist die Samenanlage gross, ihr Integument dick und der Mikropylenkanal lang und gerade. Auf dem ziemlich grossen Funikulus befand sich ein Obturator von lakunärem Gewebe, das dadurch gebildet worden war, dass die äussere Zellschicht sich von der inneren losgelöst hatte. Die Antipoden sind plasmaarm, einkernig und weit unten in der Chalaza belegen. Der Zentralkern ist ziemlich klein und liegt lange Zeit in der Mitte des Embryosacks. In einem Merikarp war die normale Samenanlage aufwärtsgewachsen und in dessen oberen Teil eingeklemmt worden; das Integument war unentwickelt, aber der Nuzellus gross.

Bei *Angelica silvestris* ist im Ovarium viel Platz vorhanden. Die hängenden Samenanlagen haben einen breiten, grossen Nuzellus. In diesem wurden viele

»anethumartige» Makrosporen und einige degenerierende EMZ wahrgenommen. Viele EMZ waren also vorhanden gewesen. Eine chalazale Makrospore wächst zum Embryosack aus, der sich wie bei *A. lucida* verhält. Der fertige Embryosack war gross und breit, seine Mantelschicht war wie bei *A. lucida* wenig entwickelt. Die Samenanlage war gross und ihr Integument sehr dick. Der Funikulus ist sehr kurz und beinahe horizontal, seine Epidermiszellen nicht plasmareich, und über dem geraden Mikropylenkanal befindet sich ein grosser Obturator aus lockerem Gewebe (Fig. 14 *m*). Nach der Befruchtung nimmt das Integumentgewebe stark zu, während der Embryosack in viel geringerem Masse wächst. Der junge Embryo war kurz und keulenförmig, indem sich schräge und senkrechte Wände frühzeitig bilden. Die starke Entwicklung der Rapheseite der Samenanlage bewirkt, dass der Mikropylenkanal und damit auch die befruchtete Eizelle nach aussen verschoben werden und der Embryosack mit Endospermkernen auf der Rapheseite über die Eizelle hinaufwächst (Fig. 14 *n*).

Archangelica. Das untersuchte Material von *Archangelica officinalis* Hoffm. erwies sich als wenig befriedigend, da Anomalien in grosser Zahl vorhanden waren. Bezüglich der rudimentären Samenanlagen sagt Famille r (1896, Seite 160), dass in ihnen vier bis fünf EMZ angelegt werden, die degenerieren, ohne sich zu teilen. In diesem Material waren bis zu zehn EMZ in dem grossen Nuzellus, und verschiedene von ihnen teilten sich. Die gebildeten Makrosporen degenerierten, und in älteren Ovarien sind die aufsteigenden Samenanlagen im Vergleich zu den hängenden sehr klein. Die letzteren waren beim Auswachsen nach aussen gerichtet. Der Nuzellus war breit, bei der Umbiegung der Samenanlage wurde er vorübergehend deformiert. Mindestens fünf EMZ waren vorhanden, gewöhnlich waren es mehr. Die weitere Entwicklung war ähnlich der bei *Angelica silvestris*. Die Samenanlage ist sehr gross, sie hat ein dickes Integument und enthält einen grossen Embryosack. Der Kern der Antipoden teilt sich, die Zellen des Eiapparats sind ziemlich klein. Der Funikulus ist sehr kurz und dick, oberhalb des geraden Mikropylenkanals hat er einen grossen Obturator. Die Epidermiszellen auf diesem sind sehr plasmareich. Die Ovarien waren oft unvollständig zusammengewachsen, die Samenanlagen missgebildet. Die Endospermbildung bei dieser Art hat Hegelmaier (1885) ausführlich geschildert.

Levisticum. Sowohl die abortierenden als auch die normalen Samenanlagen bei *Levisticum officinale* Koch enthielten nur eine EMZ. In den letzteren war der Nuzellus kurz, und sterile Zellen lagen zwischen Mutterzelle und Epidermis. Weitere Stadien der Entwicklung wurden erst beobachtet, als der Mikropylenkanal gebildet war. Der Nuzellus war auch dann noch ungewöhnlich kurz. Eine der nicht chalazalen Makrosporen kann wachsen und die Nuzellusepidermis zerstören (Fig. 16 *a*). Die chalazale Makrospore wächst jedoch aufwärts durch den Nuzellus und bricht sich Bahn durch ihn hoch hinauf (Fig. 16 *b*), dabei lässt sie in der Chalaza teils den zellreichen, basalen Teil des Nuzellus zurück, der lange sichtbar ist, teils auch einen Teil der Epidermis, die mit der Zeit undeutlich wird. Der Kern der

persistierenden Makrospore kann sich manchmal teilen. Einmal war ein kleiner, zweikerniger Embryosack neben dem normalen vorhanden. Der Embryosack war bei der Befruchtung lang, ziemlich schmal und schwach gebogen. Die Samenanlage hat ein dickes Integument und einen ziemlich langen Mikropylenkanal, der nur wenig gebogen ist, obwohl der äussere Teil des Integuments hoch nach oben gewachsen ist (Fig. 14 *o*). Die Antipoden bleiben einkernig, die Polkerne waren bei der Befruchtung nicht miteinander verschmolzen, sie liegen in Kontakt unter dem Eiapparat. Die Synergiden waren da lang und spitz und enthielten eine kleine Vakuole.

Die Befruchtung wurde bei dieser Pflanze beobachtet. Der Pollenschlauch war deutlich sichtbar am Eingang des Mikropylenkanals, wo er oft wurmförmig gedreht war. In der Eizelle pflegten sich unmittelbar vor der Befruchtung einige kleine, chromophile Körnchen zu bilden. Nachdem der Spermakern in sie hineingelangt ist, sind sie in grösserer Zahl vorhanden, und ferner scheint möglicherweise chromophile Substanz mit dem Spermakern in die Eizelle zu geraten. Auch ein oder mehrere grosse chromophile Körper, die auch in stark abgefärbten Präparaten Spermakernen zuweilen sehr ähnlich waren, konnten in der Eizelle vorhanden sein. In der zerstörten Synergide konnte man zuweilen den desorganisierten Kern erkennen (nur einmal war ausserdem noch ein schwarzer Körper zu sehen, möglicherweise der Schlauchkern, vgl. S. 38). Manchmal hatte der Pollenschlauch seinen Inhalt in beide Synergiden ergossen (vgl. *Oenothera* Ishikawa 1918), und beider Kerne waren dann desorganisiert. Kurz nachdem die Spermakerne die Synergide verlassen haben, sieht man in dieser zuweilen einen Hohlraum (Fig. 15 *d*), der die Stelle anzeigt, an der die Spermakerne gelegen haben (vgl. Juel 1907). Wie diese die Synergide verlassen und in die Eizelle oder die Endospermanlage hineinkamen, wurde nicht beobachtet. Synergidenzytoplasma fand sich zwar nach einiger Zeit gewöhnlich an der Eizelle, fehlte aber vollständig in einigen Embryosäcken, wo die Spermakerne die Synergide gerade erst verlassen hatten (s. Fig. 15 *d*). Die Form der Spermakerne variierte, ebenso auch ihre Grösse. Sie haben nicht dasselbe Aussehen wie bei *Carum*. Sie sind sehr chromatinreich, immer ohne Nukleolus, ellipsoidisch und gewöhnlich am einen Ende dicker. In Fig. c_{II} sieht man einen, der sehr gestreckt ist und einem *Triticum*-Spermakern gleicht (Sax 1918). Er ist unterwegs zu den Polkernen, und dass sich der Spermakern dabei streckt, wurde von Sax bei *Fritillaria* gefunden (1916). Bei verschiedenen Pflanzen hat man vorher beobachtet, dass die Form der Spermakerne im Embryosack variiert, so bei *Fritillaria* (Sax 1916), *Juglans regia* und *nigra* (Nawaschin 1909, 1913), *Lilium*-Arten u. a. (Nawaschin 1909, Blackman und Welsford 1913), was nach Nawaschin, Blackman und Welsford u. a. daher kommt, dass sie selbständige Bewegungsfähigkeit besitzen.

In Fig. 15 *d* scheinen an der Eizelle drei Spermakerne zu liegen; der kleinere in der Mitte ist vielleicht jedoch kein Spermakern, sondern eine Art chromophiler Körper (»X-Körper»?): mehr als ein Pollenschlauch schien diesen Embryosack nicht befruchtet zu haben, und es fanden sich keine anderen Bildungen, die als Sperma-

kerne hätten gedeutet werden können (Ishikawa 1918, hält es indessen für nicht unwahrscheinlich, dass ein und derselbe Pollenschlauch mehrere Spermakerne enthalten kann). Mehrmals wurde der Spermakern in der Eizelle beobachtet. In Fig.

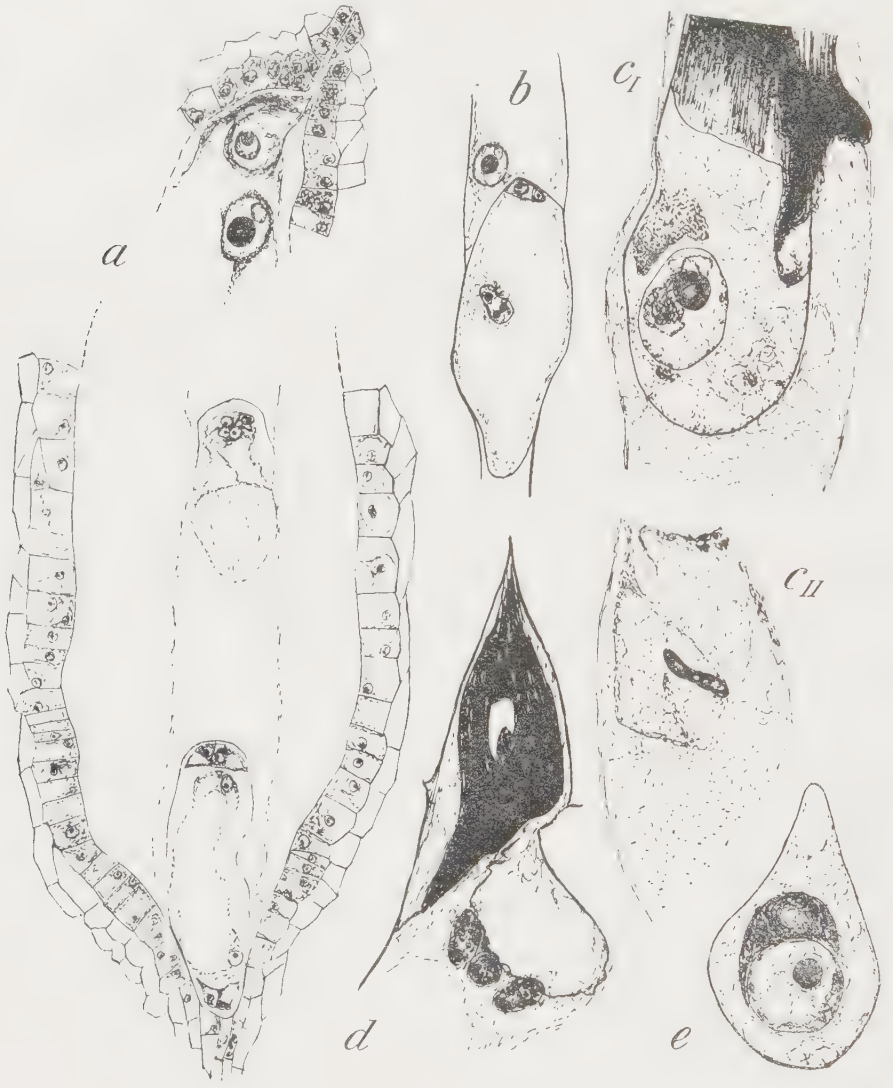


Fig. 15. *a—b Seseli gracile.* *a* Zwei sekundäre Embryosäcke. Ein Teil des primären ist nicht gezeichnet. × 225. *b* Sekundärer Embryosack sowie Zentralkern des primären. × 225. *c—e Levisticum officinale.* c_I c_{II} gehören zu dem Embryosack in Fig. 14 *o*. × 1160. c_I Spermakern in Spirem ist im Eikern sichtbar. c_{II} Spermakern unterwegs zu den Polkernen. *d* Spermakerne (3 Stück?) unter der Eizelle. × 1100. *e* Spermakern? in Kontakt mit dem Eikern. × 1160.

15 *e* ist er in Kontakt mit dem Eikern und hat eine ungewöhnliche Grösse (man kann in Zweifel sein, ob es ein Spermakern ist, siehe oben). Das Chromatin des Eikerns hat begonnen sich zu konzentrieren. In Fig. 15 c_I ist die Kernverschmelzung beendigt: der Spermakern, aber nicht der Eikern, ist in Prophase (Spirem).

In dem spätesten beobachteten Entwicklungsstadium war der Zygotenkern in Prophase mit zahlreichen deutlichen Chromosomen, im Embryosack hatten sich da nur vier Endospermkerne gebildet. Es ist jedoch wenig wahrscheinlich, dass die Embryobildung so früh beginnt; wahrscheinlich ist wohl, dass der Zygotenkern stattdessen in das Ruhestadium übergeht (vgl. S. 59). Schliesslich sei erwähnt, dass sich ein paarmal sicher zwei Spermakerne in der Eizelle zu befinden schienen, aber keiner bei den Polkernen oder auf dem Weg zu ihnen. Nach der Befruchtung lag oft ein chromophiler, spermakernähnlicher Körper noch in der Eizelle. In dem zu Fig. 15 *e* gehörigen Embryosack war der andere Spermakern in Spirem im oberen Polkern. Bei *Adoxa* hat Lagerberg (1909) die Verschmelzung des Spermakerns mit dem oberen der beiden in Kontakt liegenden Polkerne beschrieben. Embryosäcke mit zwei und mit vier Endospermkernen wurden gesehen, aber keiner mit Zentralkern, weshalb die Polkerne wahrscheinlich nicht verschmelzen, sondern sich bei der ersten Teilung im Endosperm eine den beiden Polkernen gemeinsame Kernspindel bilden dürfte. Schliesslich sei erwähnt, dass ein jüngerer Embryosack beobachtet wurde, worin keine Antipoden vorhanden waren und der Eiapparat degeneriert war; in der Mitte dieses Embryosacks lagen drei Kerne in Kontakt, und ausserdem fanden sich zwei freie Kerne an anderen Stellen derselben. Die beiden letzteren und einer der in der Mitte befindlichen waren wahrscheinlich identisch mit den drei Antipodenkernen, um die sich kein eigenes Protoplast gebildet hatte.

Peucedaneae—Ferulinae.

Capnophyllum. In den jüngsten untersuchten Blütenknospen von *Capnophyllum dichotomum* Lag. befand sich trotz ihrer Kleinheit bereits ein langer, schmaler, zweikerniger Embryosack. Es schien, als sei nur eine einzige Makrosporentetrade vorhanden. Der vierkernige Embryosack hat einen langen, abwärtsgehenden, schmalen Chalazateil, und von den beiden unteren Kernen liegt der eine oberhalb des anderen. Der Nuzellus wird zuerst rund um den Embryosack zerstört, sein Scheitel zeigt bisweilen grössere Widerstandskraft, ist aber in älteren Embryosäcken verschwunden. Der übriggebliebene chalazale Teil des Nuzellus ist recht gross. Die Antipoden sind wie bei *Carinae* angeordnet, scheinen jedoch einkernig zu bleiben und liegen unten im Nuzellus. In älteren Embryosäcken fallen die Zellen in der Chalaza teilweise auseinander. Die chromophilen Zellen verlieren ihre Färbbarkeit und ihr Inhalt bildet eine ähnliche Masse wie bei *Carum*. Der Embryosack ist lang und schmal und wächst stark vor der Befruchtung. Der Funikulus ist sehr lang und hat einen deutlichen Obturator, auf dem der Pollenschlauch beobachtet wurde. Die Zellen der Mantelschicht sind zur Zeit der Befruchtung sehr reich an Plasma. Von dem freien Ende des Gefässstranges in der Raphe geht ein Strang verlängerter Zellen an den hypostasenartigen Zellkomplex in der Chalaza. In einem Merikarp war die aufsteigende Samenanlage abwärtsgewachsen und bildete sich ebenso aus

wie die normale. In dieser waren hier alle Makrosporen degeneriert, während jene einen normalen Embryosack enthielt.

Lophosciadium. Bei *Lophosciadium meifolium* DC. war der Nuzellus lang und gross und sah ähnlich aus wie bei *Foeniculum*. Zwei oder drei EMZ werden gewöhnlich ausgebildet, und neben ihnen findet sich ausserdem eine oder die andere grosse Zelle. Zwei Makrosporentetraden bilden sich in der Regel, und sie verhalten sich wie bei *Anethum*. Der fertige Embryosack ist zuerst ziemlich kurz, aber breit. Er wächst stark vor der Befruchtung. Die Antipoden sind noch nach der Befruchtung sichtbar. Die Epidermiszellen auf der Vorderseite des Samenstrangs sind plasmareich und teilen sich so rasch, dass sich mehrere obturatorartige Fältchen bilden. Der Mikropylenkanal ist gerade, und über ihm befindet sich ein Obturator. Zur Zeit der Befruchtung sind die abortierenden Samenanlagen klein; die Epidermiszellen, vor allem auf deren Innenseite, weniger auf deren Unterseite, sind jedoch verlängert.

Ferula. *Ferula foetida* Rgl. blühte vergangenen Sommer im Botanischen Garten, und einige Fixierungen wurden angefertigt. In den jüngsten Blütenknospen schienen zwei Makrosporentetraden vorhanden zu sein. Die Samenanlagen waren jedoch in Degeneration, da die Blüten den kleinsten Seitendolden angehörten. Der Nuzellus war nach dem Aufwachsen des Integuments ziemlich schmal und hatte nur vier Makrosporen. Die chalazale wuchs zum Embryosack aus, aber eine der übrigen pflegt zu persistieren und grösser zu werden, sie fand sich oft neben oder über dem jungen Embryosack. Der Embryosack ist gross und breit, die Antipoden ziemlich gross, aber einkernig. Reste der Nuzellusepidermis waren in der Chalaza. Die Eizelle und eine Synergide sind in Figur 16 *c* abgebildet. Die Samenanlage war gross, sie hatte ein dickes Integument und einen langen, kräftigen Funikulus. Die Entwicklung der Blüte bei *Ferula Narthex*, hauptsächlich nach der Befruchtung, wurde von Voda (1912) untersucht; doch wird die Entwicklung des Embryosacks nicht beschrieben.

Ferulago. Bei *Ferulago galbanifera* Koch war der junge Nuzellus breit und hatte mehrere EMZ, von denen einige sich teilten, andere verdrängt wurden (Fig. 16 *d*). Nachdem das Integument aufgewachsen ist, streckt sich der Nuzellus und enthält dann viele grosse Makrosporen. In der Entwicklung traten Störungen ein, die es unmöglich machten sie zu verfolgen. Der Nuzellus scheint vom Embryosack durchbrochen zu werden wie bei *Anethum*.

Opopanax. Bei *Opopanax Chironium* Koch ist der Nuzellus breit und enthält eine Kalotte aus EMZ. Bis zu zehn solchen mit Kern in Synapsis wurden gleichzeitig beobachtet, doch waren einige der peripherischen ziemlich klein. Der Nuzellus hat ein ähnliches Aussehen wie bei *Archangelica*. Verschiedene EMZ teilen sich, und den Nuzellus erfüllen Massen von Makrosporen, die sich wie bei *Anethum* u. a. verhalten. Doch bleiben ihre Kerne in den Präparaten gewöhnlich lange deutlich und wohl gefärbt. Der Nuzellus wird in grosser Ausdehnung von der keimenden Makrospore zerstört und längs der einen Seite durchbrochen, sodass nur

ein ziemlich kleiner Teil übrigbleibt (ungefähr wie bei *Pastinaca*). Der Embryosack ist gross und breit, seine Mantelschicht recht gut entwickelt. Die Antipoden sind klein, und manchmal teilen sich ihre Kerne. Die Synergiden sind gross, ihr plasmagefüllter Teil breit, die Eizelle ist klein und schmal und ziemlich weit unten an der Seite befestigt (vgl. *Ferula*). Die Samenanlage ist gross, ihr Integument dick (Fig. 16 *e*), sie hängt an einem kurzen Funikulus, der oberhalb der Mikropyle einen grossen Obturator hat.

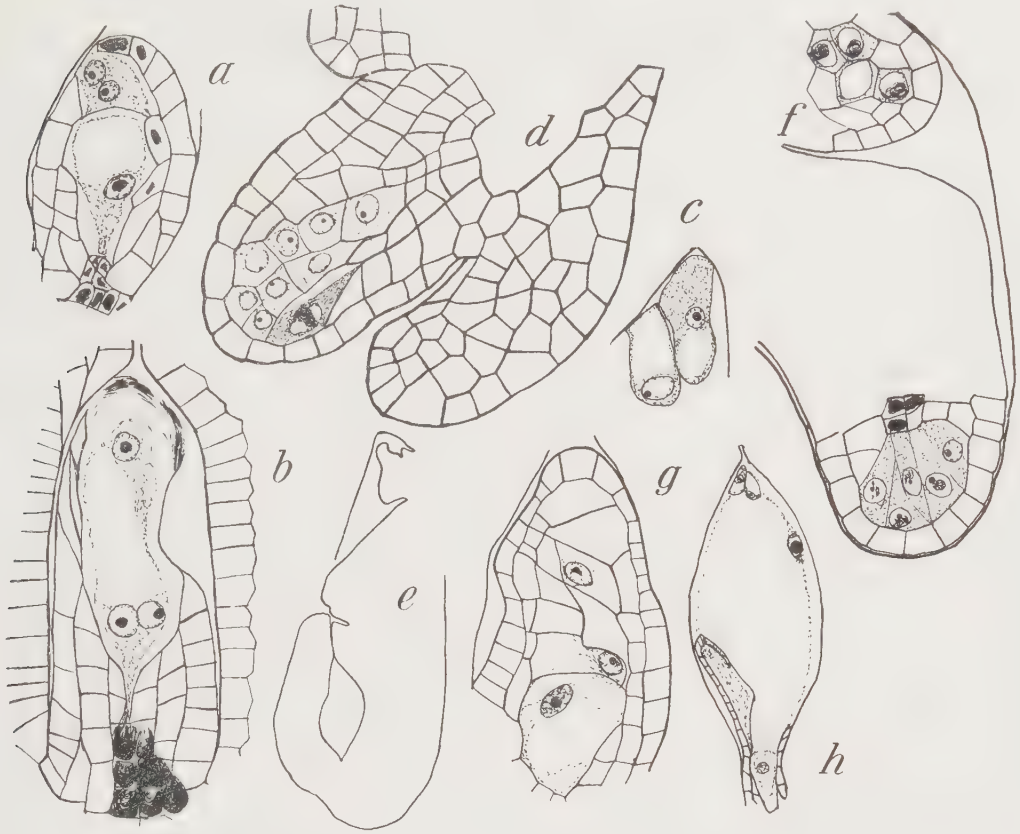


Fig. 16. *a—b Levisticum officinale.* *a* Nuzellus mit einkernigem Embryosack. × 500. *b* Nuzellus mit vierkernigem Embryosack. × 500. *c Ferula foetida.* Synergide und Eizelle. × 500. *d Ferulago galbanifera.* Nuzellus (jung). × 500. *e Opopanax Chironium.* Samenanlage. × 45. *f—h Pastinaca sativa.* *f* Merikarp mit jungen Samenanlagen. × 500. *g* Nuzellus mit Makrosporen (älter; das Integument war über ihn hinüber gewachsen). × 500. *h* Embryosack. × 225.

Peucedanum. Untersucht wurden *Peucedanum palustre* Moench (= *Thysselinum palustre* Hoffm.) und *P. hispanicum* Lge. (= *Imperatoria hispanica* Boiss.). *P. palustre* hatte kleine aufsteigende Samenanlagen, in denen sich manchmal ein paar ziemlich grosse EMZ befanden. Die hängenden Samenanlagen haben gewöhnlich vier EMZ in einem recht langen Nuzellus. Die peripherischen EMZ waren kleiner und lagen weiter unten. Der Nuzellus wurde bei der Wendung der Samenanlagen gebogen, doch nicht so stark wie bei *Anethum*, da er hier kürzer ist. Die Makro-

sporen verhalten sich wie bei *Anethum*. Nur in der einen Makrosporentetrade sind die Kerne deutlich. In einer der höher liegenden Sporen teilt sich bisweilen der Kern. Nachdem die eine Makrospore erst ein wenig in die Chalaza hinuntergewachsen ist, wächst sie dann hinauf durch den Nuzellus, den sie weit oben an der einen Seite durchbricht. Der fertige Embryosack ist ziemlich gross. Die Antipoden sind klein, liegen unten in der Chalaza, wo sich die ringsherum belegenen Zellen teilweise auflösen. Die Zellen des Eiapparats waren klein, die Synergiden spitz. Der Funikulus hatte eine gut entwickelte Epidermis und einen Obturator. Bei *P. hispanicum* ist der Nuzellus bedeutend kürzer, aber breiter als bei *P. palustre* und enthielt mindestens fünf EMZ, gewöhnlich mehr. Nur ein kleiner Nuzellusrest war am Embryosack zu finden. Dieser und seine Zellen waren grösser als bei *P. palustre*.

Pastinaca. Wildwachsende und gezüchtete *Pastinaca sativa* L. wurden fixiert. Die aufsteigenden Samenanlagen sind ziemlich gross und haben einen deutlichen Nuzellus, in dem eine wechselnde Zahl von EMZ angelegt wurde. Die hängenden Samenanlagen wachsen wie bei *Anethum* erst gerade nach unten und füllen bald das Ovarium an (Fig. 16 *f*). An ihrer Spitze findet man gewöhnlich 6 bis 8 EMZ, von denen einige klein sind und eine oder die andere von der Epidermis verdrängt zu sein pflegt. Verschiedene EMZ teilen sich stets, und die Makrosporen verhalten sich wie bei *Anethum*. Sie wachsen und werden plasmaarm, aber der Kern pflegt oft deutlich zu sein. Nach dem Wachstum ist ihre Form unregelmässig (Fig. 16 *g*) und einige wachsen ein kurzes Stückchen in die Chalaza hinunter. Die Wände sind sehr deutlich. Der Nuzellus ist immer breit und schwach gebogen, nachdem das Integument über ihn hinübergewachsen ist. Der vierkernige Embryosack, in dem die chalazalen Kerne gleich hoch liegen, durchbricht den Nuzellus an der Seite, ohne vorher dessen oberen Teil in beträchtlicherem Masse zerstört zu haben. Ein ebensogrosser Nuzellusrest wie bei *Anethum* bleibt also zur Seite des Embryosacks erhalten (siehe Fig. 17 *d*). Der neugebildete Embryosack ist nicht länger als der Nuzellus. Die Antipoden liegen in der Chalaza und haben alle ungefähr gleiche Grösse. Die Polkerne liegen eine Zeitlang in Kontakt an dem oberen Teil des Nuzellus. Der Embryosack wächst stark und ist ausser in seinem chalazalen Teil ziemlich breit (Fig. 16 *h*). Bei der Befruchtung war der Embryosack lang, ziemlich schmal und schwach kampylotrop. Die Mantelschicht war gut entwickelt, wenn der Embryosack jung war. Wenn dieser dann wächst, sind ihre Zellen niedriger, aber bei und nach der Befruchtung sind sie plasmareich und gross. Der Funikulus ist kräftig ausgebildet, teils als Obturator, teils wird er dick in der Höhe des Mikropylenkanals, der dadurch in späteren Stadien nach aussen geführt wird (vgl. *Angelica*). Einige Samenanlagen hatten abweichende Stellung. Eine war hängend, apotrop, war aber dennoch befruchtet worden und enthielt Endospermkerne; zahlreiche Zellteilungen hatten im Funikulus stattgefunden, der sich aber dann nicht entsprechend verlängerte, sondern auf seiner Vorderseite sehr faltig wurde. Eine andere Samenanlage war in den oberen Teil des Ovariums hinaufgewachsen. Sie hatte einen kurzen Funikulus und einwärts gewendete Mikropyle, war also zwar epitrop,

aber aufsteigend. Sie enthielt einen vollständigen, allerdings schmalen, Embryosack. Der Oberteil des Ovariums hatte sich hier erweitert, sodass Raum für die Samenanlage da war. Die Endosperm- und Embryoentwicklung wurde verfolgt. Der Embryo wurde frühzeitig keulenförmig und war unten seitlich inseriert, während Endosperm darüberlag. Der in Fig. 17 *a* abgebildete Embryo lag deshalb horizontal.

Peucedaneae—Tordyliinae.

Heracleum. Untersucht wurden *Heracleum sibiricum* L., *H. Sphondylium* L. und *H. villosum* Fisch. Die Entwicklung zeigte viel Ähnlichkeit mit der bei *Pastinaca*. In den hängenden Samenanlagen finden sich 7 bis 8 EMZ, von denen sich mindestens 5 oder 6 teilen (Fig. 17 *b*). Der Nuzellus, der bei der Umwendung der Samenanlage gebogen ist, liegt einige Zeit in der Horizontalebene (Fig. 17 *c*) und enthält dann zahlreiche Makrosporen, deren Kerne deutlich sind, die aber nur eine sehr geringe Menge Zytoplasma enthalten. Der Nuzellus wird in gleicher Weise durchbrochen wie bei *Pastinaca*, und der neugebildete Embryosack sieht ebenso aus wie dort (Fig. 17 *d*). Die Antipoden werden gewöhnlich zweikernig. Ein Strang verlängerter Zellen, der zum Embryosack hinführt, findet sich in der Chalaza. Der Mikropylenkanal ist ziemlich kurz und gerade, und oberhalb desselben bildet die plasmareiche Funikulusepidermis einen Obturator. In Folge davon, dass der Embryosack wie bei *Anethum* sich im den unteren, im Nuzellus liegenden Teil nicht erweitert, sieht dieser schmal aus und obliteriert später.

H. Sphondylium hatte grössere Samenanlagen mit dickerem Integument. Diese Art wird von Hofmeister (1858) und van Tieghem (1898) erwähnt. Bei *H. villosum* wurden in einer Samenanlage gleichzeitig vier heterotype Metaphasen gesehen, die eine in einer EMZ, die von der Epidermis in den Nuzellus hinabgedrängt worden war. Der Embryosack ist hier grösser, und einige Male wurden persistierende Makrosporen mit geteiltem Kern oberhalb des Eiapparats beobachtet. Die Synergiden waren viel grösser als die Eizelle und dringen ziemlich hoch hinauf in den Mikropylenkanal. Die Mantelschichtzellen waren, wenn sich eine grosse Zahl von Endospermkernen gebildet hatte, gross und plasmareich, während das ausserhalb liegende Integumentgewebe teilweise aufgelöst war.

Zozimia. Von einem im Botanischen Garten gezüchteten Exemplar von *Zozimia absinthifolia* DC. wurde Material fixiert. Obwohl die Früchte auch nach dem Blühen noch weiterwuchsen, fanden sich keine fertigen Embryosäcke in den Samenanlagen. Der Nuzellus enthielt 6 bis 8 EMZ, und diese waren gross. Er war breit wie bei *Heracleum*, und ebenso wie dort wurde er bei der Umbiegung der Samenanlage vorübergehend deformiert, da sein Oberteil teilweise zwischen dem auf der Unterseite der Samenanlage aufwachsenden Teil des Integuments und der Fruchtwand eingeklemmt war (vgl. Fig. 17 *c*). Die EMZ oder die Makrosporen degenerierten gewöhnlich, ohne dass ein Embryosack gebildet wurde. Das Inte-

gument hatte dennoch ein normales Wachstum. In einigen Samenanlagen, die jungen Früchten angehörten, waren die Mantelschichtzellen sehr gross.

Laserpitieae—Silerinae.

Siler. Bei *Siler trilobum* Scop. waren die abortierenden Samenanlagen recht gross, sie hatten einen deutlichen Nuzellus, und dieser enthielt eine EMZ mit Kern in Synapsis, wenn die hängenden Samenanlagen nur eine junge Archesporzelle hatten. In den letzteren ist der Nuzellus ziemlich breit und hat eine EMZ, deren Kern in Diakinese war, als der Nuzellus horizontal lag (Fig. 17 *e*). Nachdem das Integument aufgewachsen und die Makrosporen gebildet sind, streckt er sich. Alle Sporen wachsen währenddessen, aber nach einiger Zeit wächst die chalazale zum Embryosack aus, ohne zuerst in die Chalaza hinuntergewachsen zu sein, woselbst also die chromophilen Zellen nicht verdrängt werden. Der Nuzellus wird in seinem oberen Teile vom Embryosack zerstört. Oberhalb des letzteren bleiben keine Epidermiszellen erhalten, wohl aber die Aussenwände um seinen Oberteil, solange er jung ist. In der Chalaza findet man einen grossen Überrest des Nuzellus, der sich aber bald auflöst. In ihm liegen die Antipoden in einem Dreieck angeordnet, der chalazale ist lang. Sie haben einen grossen Kern, der sich teilen kann. Manchmal waren nur zwei Antipoden vorhanden, und einmal hatte sich der eine der beiden stark vergrössert. Die Zellen des Eiapparats sind lang. Der Embryosack ist bei der Anlage klein und schmal und von einer wenig kräftigen Mantelschicht umgeben, er wächst aber später. Die Samenanlage ist gross, ihr Integument dick, der Mikropylenkanal gerade. Nur in den Blüten der zuerst herauskommenden Dolden entwickelte sich Pollen, in den anderen degenerierten die Pollenmutterzellen.

Laserpitieae—Elaeoselinae.

Elaeoselinum. Von *Elaeoselinum Asclepium* Bert. stand nur ein geringes Untersuchungsmaterial zur Verfügung. Der Nuzellus ist ziemlich schmal und hat nur eine EMZ. Zuweilen scheinen sich weniger als vier Makrosporen zu bilden. Der junge Embryosack ist schmal, und oberhalb seines Eiapparats findet man keinen Rest des Nuzellus. Die Samenanlage war ziemlich gross, der Mikropylenkanal gebogen. Nach der Befruchtung sammelten sich die Endospermkerne bald in grösserer Menge an beiden Enden des Embryosacks.

Laserpitieae—Thapsiinae.

Laserpitium. Untersucht wurden *Laserpitium gallicum* L. und *L. Siler* L. In der Samenanlage bildete sich immer nur eine EMZ. Neben ihr waren oft ein paar grosse Zellen vorhanden, deren Kerne jedoch niemals in Synapsis übergingen. Ziemlich zahlreiche chromophile Zellen liegen in der Chalaza. Der Nuzellus ist recht

gross und zellreich, sterile Zellen lagen auch an der Seite der oberen Makrosporen (Fig. 17 *f*). Sämtliche Makrosporen wachsen eine Zeitlang. Dies tun auch ihre Kerne; die Zytoplasmamenge ist bedeutend, die Wände bleiben dünn. Zuweilen waren weder EMZ noch Makrosporen im Nuzellus, der also steril war. Er war in solchem Fall immer grösser und zellreicher als in normalen Samenanlagen. Wahrscheinlich bildete die chalazale Makrospore den Embryosack. Nach

Fig. 17. *a Pastinaca sativa.* Embryo. × 500. *b—d Heracleum sibiricum. b* Nuzellus mit mehreren EMZ, das Integument wächst aus. × 500. *c* Ovarium mit Samenanlagen. × 80. *d* Junger Embryosack. × 500. *e Siler trilobum.* Nuzellus mit EMZ mit Kern in Diakinese. × 500. *f Laserpitium Siler.* Nuzellus mit Makrosporen. × 500. *g L. gallicum.* Teil einer Samenanlage mit befruchtungsreifem Embryosack. × 80. *h—i Daucus carota. h* Samenanlage mit ziemlich jungem Embryosack. × 45. *i* Samenanlage bei der Befruchtung. × 45.

der Zerstörung des Nuzellus bleibt in der Chalaza ein grosser basaler Teil, der wie ein Postament frei in den Embryosack hineinragte, während oberhalb des Eiapparats kein Nuzellusrest vorhanden war. Die Antipoden waren gross und wurden zweikernig; wenn sie älter waren, hatten sie einen grossen Kern mit vielen Nukleolen verschiedener Grösse. Die Synergiden waren lang und hatten kleine Vakuolen. Die Mantelschicht war undeutlich. Der Mikropylenkanal war bei *L. Siler* vollkommen gerade, bei *L. gallicum* gebogen. Der äussere Teil des dicken Integuments schoss

in die Höhe, und seine Randzellen waren vergrössert. Bei beiden Arten war der Embryosack bei der Befruchtung sehr lang und schmal (Fig. 17 *g*), und die Mantelschichtzellen waren reich an Plasma. Die Samenanlage war gross. Nachdem sich eine Anzahl Endospermkerne gebildet hatten, lag der basale Nuzellusrest nicht frei, sondern war dicht von dem Integument umschlossen.

Melanoselinum. Einige Präparate von *Melanoselinum decipiens* Hoffm. wurden untersucht. Der chalazale Teil des vierkernigen Embryosacks war verlängert. Die Nuzellusreste sind wie bei *Laserpitium*. Der Embryosack ist sehr lang und schmal. Die Mantelschicht ist von Anfang an gut entwickelt. Die Zellen, die den freien Rand des Integuments bilden, sind gross und enthalten einen gelbbraunen Farbstoff.

Dauceae.

Daucus. Von gezüchteten und verwilderten Individuen von *Daucus carota* L. wurden Blüten gesammelt. Der Nuzellus ist von Mittellänge und hat eine EMZ, zwischen ihrem basalen Teil und der Epidermis befand sich eine Zellschicht. Vier Makrosporen bilden sich, und der Nuzellus ist dann ziemlich schmal. Der neugebildete Embryosack ist kurz und schmal, erweitert sich aber bald bedeutend. Ein grosser chalazaler Teil des Nuzellus persistiert, der nach der Erweiterung des Embryosacks in diesen wie ein Postament hineinragt. Oberhalb des jungen Eiapparats bleiben eine kurze Zeit einige Epidermiszellen erhalten. Die Antipoden sind gross, der chalazale ist verlängert; der Kern der Antipoden teilt sich oft. Sie liegen auf dem Postament und sind noch lange nach der Befruchtung sichtbar. Die Mantelschicht ist schlecht entwickelt. Vor der Befruchtung ist der Embryosack weit, wird aber nach einiger Zeit verhältnismässig schmäler (Fig. 17 *h* und *i*). Der Embryo hat einen langen Suspensor. Einige der roten Blüten, »Möhrenblüten», die sich mitunter in der Dolde befinden (hierüber siehe Kronfeld 1892), wurden untersucht. Ihre Samenanlagen enthielten einen normalen, fertiggebildeten Embryosack.

Anhang.

Von einer Anzahl Umbelliferen wurde Herbariumsmaterial in Paraffin eingebettet (Methodik nach Juel 1918, S. 14). Dabei ergaben sich nur fragmentarische Aufschlüsse über die Samenentwicklung, teils weil zwitterige Blüten in den gewünschten Stadien selten waren, teils weil sich nur ein Teil der Blüten als anwendbar erwies. Der Inhalt des Embryosacks konnte im allgemeinen nicht studiert werden.

Bei *Xanthosia Hugelii* Steud. und *Actinotus Helianthi* Labill., zu *Hydrocotyleae-Xanthosiinae* gehörig, waren die Samenanlagen sehr klein in Verhältnis zum Ovarium. *Xanthosia* hatte einen kurzen Funikulus, aber der Gefässstrang in der Raphe war ungewöhnlich kräftig entwickelt und erstreckte sich sehr weit. In einem Embryosack wurden bei *Xanthosia* drei recht grosse, einkernige Antipoden beobachtet, die auf dem persistierenden basalen Teil des Nuzellus lagen. Oberhalb des Eiappa-

rates war eine Kalotte aus Nuzelluszellen. Der Nuzellus war ziemlich breit und enthielt vielleicht mehrere Makrosporentetraden. Wie bei *Actinotus* so war auch hier keine chromophile Zellgruppe in der Chalaza, war der Embryosack breit und der Mikropylenkanal gerade und eng. Bei *Actinotus* war der Funikulus länger und mit ziemlich langen, schmalen, papillenähnlichen Härchen bekleidet, er hatte also eine ähnliche Ausbildung wie bei *Hydrocotyle;* diese Härchen waren wenigstens in den untersuchten *Xanthosia*-Blütenknospen jedoch nicht vorhanden. Von *Mulineae-Bowlesiinae* wurde *Bowlesia incana* untersucht. Die Samenanlage hatte das gleiche Aussehen wie bei *Drusa*, chromophile Zellen fehlten auch hier in der Chalaza. Sie hatte einen grossen, breiten Nuzellus wie *Drusa* mit mehreren grossen EMZ. In späteren Stadien enthielt der Nuzellus einen Embryosack mit ähnlicher Lage und Form, seine Inhalt konnte jedoch nicht studiert werden. Schliesslich wurde *Lagoecia cuminoides* L., zur Gruppe *Lagoecieae* der *Saniculoideae* gehörend, untersucht. Zum Unterschied von *Astrantia* u. a. fand sich ein grösserer Komplex chromophiler Zellen in der Chalaza. Der Nuzellus war besonders in seinem unteren Teile zellreich, und es bildeten sich Makrosporen. Wahrscheinlich war eine EMZ vorhanden. Die Mantelschicht war gut entwickelt, der Mikropylenkanal und der Funikulus lang. Der Embryosack war ziemlich breit, aber klein. Aufsteigende Samenanlagen, wenn auch nur sehr klein, waren vorhanden.

Allgemeiner Teil.

Zusammenfassung der Samenentwicklung.

Das Vorkommen und die Verteilung der sog. männlichen Blüten bei verschiedenen Umbelliferen und die dadurch bedingten Kreuzungsmöglichkeiten sind in der Literatur ausführlich behandelt worden (Drude 1897, Seite 89 bis 92, Knuth 1898, s. auch Petersen 1914). Goebel (1913, Seite 167 bis 170) hat ihren Bau bei einigen Arten beschrieben; sie sind nach ihm Reduktionsformen, die bei ungünstigen Ernährungsverhältnissen entstehen, weshalb sie in grösserer Anzahl in den schlechter ernährten Blütendolden (z. B. den Seitendolden) vorkommen. Burck (1906), der sich auch näher mit ihnen beschäftigt hat, deutet die andro-monözischen Umbelliferen als »races intermédiaires» (»Zwischenrassen»), in denen sich der Artcharakter, die zwitterige Blüte, in einem semilatenten Zustand befindet, sodass er nur in den besser genährten Blütendolden zum Ausdruck kommen kann.

Die Vertiefung im Blütenzentrum, die die Ovarialbildung bei den Umbelliferen einleitete, wurde auch in den männlichen Blüten angelegt, aber blieb rudimentär (vgl. *Sanicula*, *Orlaya*). Oft wurde indessen die Vertiefung grösser, und es bildeten sich Übergangsformen zu zwitterigen Blüten, die enge Ovarien hatten, in denen alle Samenanlagen angelegt wurden, obwohl sie klein und undifferenziert blieben und oft eine ähnliche Ausbildung erhielten wie die aufsteigenden Samenanlagen in normalen Ovarien (siehe *Didiscus*, *Anthriscus* u. a). Die zwitterigen Blüten in den Seitendolden waren oft abweichend. Der Raum in ihren Ovarien war bei vielen kleiner als in normalen Fällen (siehe *Anethum*), ihre Embryosäcke entwickelten sich langsamer (siehe *Aegopodium*), blieben häufig unbefruchtet. Der auswachsende Embryosack verdrängte oft den Nuzellus unvollständiger (*Sium*). Anomalien schienen hier gewöhnlicher als in den Blüten der Hauptdolden zu sein. So fanden sich oft Samenanlagen mit degenerierten EMZ oder Makrosporen, bei denen aber das sterile Gewebe normal entwickelt war, oder ganz ohne EMZ, aber mit ungewöhnlich zellreichem Nuzellus (*Meum* u. a., siehe auch *Chaerophyllum*). Umgekehrt konnten die Samenanlagen klein und unentwickelt sein, obwohl ihr sporogenes Gewebe schon weiter gekommen war (*Portenschlagia* u. a.). Es fanden sich auch anormale Samenanlagen mit reduziertem Integument, aber grossem Nuzellus (*Smyrnium*). Zuweilen waren sehr kleine Samenanlagen in grossen Ovarien vorhanden.

Es dürfte wahrscheinlich sein, dass diese und andere Abweichungen im Gynözeum (und Androzeum) der den Seitendolden (besonders denen höherer Ordnung) angehörenden Blüten (der Pollen war oft steril, *Siler* u. a.) auf dieselben Faktoren zurückzuführen sind, die die Entstehung der typisch männlichen Blüten bedingen. Ob dabei nur die Menge der Nährstoffe entscheidend ist oder nicht vielmehr die feinere Zusammensetzung des Protoplasmas (z. B. die enzymatische Ausrüstung, s. Sperlich 1919, S. 465), kann hier nicht diskutiert werden. Sperlich (l. c.) hat nämlich in seinen interessanten Untersuchungen über *Alectorolophus hirsutus* gezeigt, dass jedem Individuum ein gewisses Mass »phyletischer Potenz» (= »Fähigkeit der Linienerhaltung») zukommt, deren Grösse auf der Aszendenz des Individuums beruht und die sich in seiner Deszendenz äussert. Für die Blüten an den oberen Nodien und den Seitenachsen der *Alectorolophus* blieb nur ganz wenig phyletische Potenz übrig. Der Unterschied zwischen den Blüten lag nicht in der Menge der Nährstoffe, sondern in oben erwähnten Faktoren. Bei den Umbelliferen äussert sich dieser Mangel an phyletischer Potenz vielleicht schon in der Organisation der Blüten und hat wohl in der Regel eine Schwächung ihrer generativen Sphäre zur Folge.

Bei *Hydrocotyle vulgaris* und *Meum athamanticum* u. a. waren manchmal drei Teilfrüchte ausgebildet (vorher bei verschiedenen anderen Umbelliferen beobachtet worden, Penzig 1921). Eine eigentümliche Anomalie war das gelegentliche Vorkommen einer besonderen Samenanlage oben in der Blüte zwischen den basalen Teilen der Griffel. Sie war jedoch mit ihrem Funikulus am Karpidrande im oberen Teil des Ovariums inseriert. Täckholm (1922, Seite 157) bildet einen zu einem oktoploiden *Rosa*-Bastard gehörigen Fruchtknoten mit zwei Samenanlagen ab, deren eine auf dessen Aussenseite sitzt.

Die im Ovarium befindlichen abortierenden Samenanlagen hatten oft bei einer und derselben Art verschiedene Ausbildung (*Sium*, *Silaus*); in abnormen Blüten waren sie oft ungewöhnlich gross. Bei Arten mit einzelligem Archespor in den hängenden Samenanlagen entwickelte sich nur eine EMZ in den abortierenden, in anderen Fällen waren es mehrere; sie entwickelten sich gewöhnlich etwas früher als die in den hängenden Samenanlagen (siehe z. B. *Siler*). Samenanlagen, in denen sich »ein kleiner, anscheinend normaler Embryosack» entwickelte, während die Integumentbildung »eine stark reduzierte» blieb, was nach Familler (1896, S. 160) oft vorkommen soll, wurden nicht beobachtet. Das Integument blieb jedoch reduziert, nur bei *Molopospermum* wuchs es über den Nuzellus. Bei *Didiscus* vertrocknete das sterile Gewebe rasch, während die sporogenen Zellen länger sichtbar waren. Sonst degenerierten diese stattdessen, während viele der sterilen Zellen im Innern der Samenanlage, besonders in ihrem Nuzellus stark chromophil wurden und die Samenanlage noch bei der Befruchtung in der Regel vollkommen deutlich war. Bei vielen begann sogar das Integument kurz vor der Befruchtung aufs neue zu wachsen (siehe *Anthriscus*, *Orlaya* u. a.). Ein Gefässstrang bildete sich in deren Funikulus bei *Molopospermum* aus; bei einigen der übrigen, deren aufsteigende Samenanlagen einen kräftigen Funikulus hatten, enthielt dieser zur Zeit der Befruchtung bisweilen

einen Prokambiumstrang. Indem die Samenanlage den obersten Teil des Ovariums ausfüllte, bildete sie einen Teil des leitenden Gewebes für den Pollenschlauch. Auch hatte Famillер (l. c.) angenommen, dass die rudimentären Samenanlagen sich, wenigstens teilweise, zu Drüsenorganen umgebildet haben, die sich bei der Leitung des Pollenschlauches betätigen.

Wenn die junge Samenanlage auswächst, ist bei vielen Gattungen der Platz im Merikarp unbedeutend, und jene wächst deshalb bald abwärts und füllt ihn aus (*Anethum, Pastinaca* u. a., auch *Chaerophyllum*). Bei der Umkehrung der Samenanlage biegt sich dann der Nuzellus. Bei anderen, und zwar der Mehrzahl, ist der Raum grösser, die Spitze der auswachsenden Samenanlage zeigt schräg abwärts und auswärts (siehe *Physospermum*), und der Nuzellus biegt sich nicht. Bei den meisten Umbelliferen wurde wie bei den von Jurica untersuchten eine EMZ im Nuzellus ausgebildet. Wie wohl bei den meisten Pflanzen mit einzelligem Archespor (z. B. den Asclepiadaceen Frye 1902, auch vielen Monokotylen, s. Zusammenfassung bei Håkansson 1921) können da bisweilen zwei EMZ auftreten (*Bupleurum aureum*). Niemals wurde eine Deckzelle von den Archesporzellen abgesondert, was auch in phylogenetisch jüngeren Familien nicht zu geschehen pflegt (z. B. fast alle Sympetalen, siehe Asplund 1920). Die Deckzelle kann jedoch auch bei niedrig stehenden Familien fehlen, z. B. den meisten Ranunculaceen (Coulter 1898 u. a.), und Calycanthaceen (Peter 1920). Eine Reihe von Umbelliferen hatten mehrzelliges Archespor, da sich mehrere EMZ ausbildeten. Besonders zeichnete sich hierdurch die *Peucedaneae*-Gruppe aus, von der nur zwei Arten ein einzelliges zu haben schienen. In der Untergruppe *Seselinae*, die nach Drude (1897) den Übergang zu den *Peucedaneae* bildet, hatten einige Arten konstant mehrzelliges Archespor, andere konstant einzelliges, während manche zu variieren schienen. Unter den übrigen Apioideen hatte nur *Conium* ein mehrzelliges Archespor, das sich ausserdem bei *Didiscus coeruleus*, *Bowlesia* und *Drusa* fand.

Mehrzelliges Archespor, das innerhalb mehrerer niedrig stehenden Familien gewöhnlich ist, findet man auch bei Arten höherer Familien konstant ausgebildet, so bei vielen Kompositen, wo es besonders oft innerhalb der Gruppe *Anthemideae* vorkommt (Dahlgren 1920, und Literatur daselbst, Carano 1921, Tahara 1921), ebenso bei den Rubiaceen (Lloyd 1899 und 1902), Cornaceen (Jönsson 1881, Horne 1909, Verfasser), einigen Onagraceen (Täckholm 1915). Ganze Familien können durch ein solches ausgezeichnet sein, z. B. *Rosaceae* (Péchoutre 1902), *Neurada procumbens*, deren systematische Stellung jedoch umstritten ist, noch ausgenommen (Murbeck 1916). Innerhalb einer und derselben Gattung kann wie bei *Didiscus* die Zahl der EMZ variieren, z. B. bei *Cardamine* (Vandendries 1909, 1912, Schwarzenbach 1922), wo nach Vandendries eine progressive Sterilisierung von Arten mit zahlreichen EMZ und ebensovielen Tetraden bis zu einer EMZ und einer Tetrade zu finden ist. Ähnliche Verhältnisse herrschen bei *Sisymbrium* (Vandendries 1909), und bei *Chrysanthemum* fand Tahara (1921) alle Übergänge von *Ch. roseum* mit im Mittel 7,3 EMZ bis zu *Ch. Decaisneanum* mit im Mittel 1,0. Mehrzellig war

das Archespor bei den gezüchteten *Chrysanthemum*-Formen. Bei den Umbelliferen dürfte eine EMZ das ursprüngliche sein: die verwandten, phylogenetisch älteren Araliaceen besitzen nur eine, *Didiscus coeruleus* (zwei EMZ) hat ein kleineres Verbreitungsgebiet als *D. pilosus* (nach Domin 1908 a) und dürfte also jünger sein als letzterer. Wenig wahrscheinlich ist, dass das mehrzellige Archespor bei den Umbelliferen eine besondere Funktion hat, was nach Lloyd bei den Rubiaceen der Fall ist, »they offer favorable nutritive conditions for the chosen embryosac» (l. c., S. 63). Gewöhnlich verzögert sich das Keimen der Makrospore bei den Umbelliferen mit vielen EMZ, und die an der Basis und den Seiten des Embryosacks persistierenden Sporen sind arm an Inhalt und können kaum irgendwelche Nahrung liefern. Bei den Rubiaceen persistieren sie im allgemeinen viel länger.

Das Aussehen des Nuzellus war ziemlich verschieden. Bei den meisten Arten lief das Integument ein mehr oder weniger grosses Stück unterhalb des unteren Endes der EMZ bezw. der chalazalen Makrospore mit dem Nuzellus zusammen (ausgenommen z. B. *Scandix*, *Pimpinella*). Dieser hierdurch gebildete basale Teil des Nuzellus war bei vielen breit und zellreich. (Über Grösse, Form usw. des Nuzellus vgl. Samenentwicklung). Sterile Zellreihen waren stets vorhanden, wenigstens zwischen dem basalen schmäleren Teil der EMZ und der Epidermis. Innerhalb der Unterfamilie der Apioideen fand sich überall ausser bei *Molopospermum* eine bei verschiedenen Arten mehr oder minder grosse Gruppe von Zellen, gefüllt mit einer stark chromophilen Substanz, die oft auch interzellular abgelagert war. Diese chromophilen Zellen wurden bei einigen von der abwärts wachsenden Makrospore teilweise verdrängt (*Anethum*), blieben noch nach der Befruchtung in unverminderter Zahl vorhanden (*Levisticum*), werden dann oder später gewöhnlich in ähnlicher Weise wie bei *Carum* umgewandelt (siehe S. 60).

Ein vollkommen ähnlicher Komplex chromophiler Zellen findet sich in der Chalazaregion der Samenanlagen bei verschiedenen Onagraceen (Werner 1915, Ishikawa 1918) und wird dort als Hypostase bezeichnet (über die Hypostase der Umbelliferen s. unten). Ishikawa hat sie näher studiert. Aus ihrem Verhalten zu den zahlreichen mikrochemischen Reagenzien, mit denen er sie geprüft hat, zieht er den Schluss, dass die in ihnen abgelagerte Substanz »must be some ultimate substance which does not share in the nutritive process» (l. c., S. 310). Möglicherweise kann sie jedoch bei der Nahrungszufuhr zum Nuzellus eine Rolle spielen. Dasselbe dürfte innerhalb der Umbelliferen gelten. Interessant ist, dass nach Ishikawa bei den Onagraceen »we can assume that the primitive types scarcely possess hypostase», während sie dagegen vorhanden ist »in certain derived genera» (Ausnahmen gab es aber). Dies stimmt gut zu dem Verhalten innerhalb der Umbelliferen, wo die chromophile Zellgruppe in den Unterfamilien der Hydrocotyloideen und Saniculoideen fehlte oder unvollständig entwickelt war.

Der EMZ-Kern machte, bevor er sich teilte, stets die für die allotype Kernteilung charakteristischen Entwicklungsstadien durch. Bei der Mehrzahl der Peucedaneen und Seselinen erfolgte die Teilung ungefähr gleichzeitig mit der Reduk-

tionsteilung in den Pollenfächern, bei den anderen enthielten letztere dann einkernige Pollenkörner.

Bei fast allen untersuchten Umbelliferen wurden bei der Teilung der EMZ vier abgegrenzte Makrosporen gebildet, deren innerste sich zu einem 8-kernigen Embryosack entwickelt (also Normaltypus). Bei *Bupleurum aureum* fand sich der Scillatypus, bei *Drusa*, wo der Embryosack mehrkernig war, der Peperomiatypus. In degenerierenden Samenanlagen (bei denen die Entwicklung in einem früheren Stadium aufhörte) war die Wandbildung nach den Kernteilungen oft unvollständig oder unterblieb überhaupt (s. *Eryngium*, *Myrrhis*, *Bupleurum*). Nur selten entwickelten sich zwei normale Embryosäcke in derselben Samenanlage (über *Seseli gracile* siehe S. 68). So etwas kommt gelegentlich bei vielen Pflanzen vor, oft z. B. bei *Oenothera* (Ishikawa 1918, Renner 1921, Haberlandt 1921 b). Bei der heterogamen *Oe. muricata* ist nach Renner der Chromosomenkomplex rigens gegenüber curvans bevorzugt; kommt er nach oben bei der Reduktionsteilung, liefert die oberste Makrospore den Embryosack, kommt er nach unten, die unterste. Da bei den Oenotheren die oberste Makrospore den Embryosack zu bilden pflegt und infolge dessen somit eine irgendwie begünstigte Lage hat, persistierte im letzten Falle oft die oberste Curvansmakrospore und entwickelte sich oft zu einem Embryosack.

Der Kern teilte sich nur selten in einer der oberen degenerierenden Sporen. Diese Erscheinung ist sonst konstant, z. B. bei *Gloriosa superba* (Afzelius 1919), sie ist häufig bei *Valeriana phu* (Asplund 1920), gelegentlich vorkommend bei vielen anderen Pflanzen. Die Makrosporen pflegen eine Zeitlang zu persistieren und zu wachsen. Bei *Peucedaneae* ausser *Capnophyllum* und bei *Seselinae* ausser *Meum* und *Oenanthe* persistieren sie recht lange, wachsen und werden arm an Inhalt, haben aber oft sehr deutliche Wände (siehe *Anethum*, *Pastinaca*). Makrosporen können noch persistieren, wenn der Embryosack fertig gebildet ist (siehe bes. *Carum* u. a.). Bei vielen Seselinen und Peucedaneen wächst die den Embryosack bildende Makrospore stets zuerst ein wenig in die Chalaza hinunter, was vielleicht daher kommt, dass der Druck der erwähnten vergrösserten Makrosporen gross ist und das Aufwachsen des einkernigen Embryosacks hindert. Bei allen ausser *Drusa* befreit sich der Embryosack im Vierkernestadium vom Nuzellus, und zwar auf verschiedene Weise und nach mehr oder weniger starker Zerstörung desselben. Der Nuzellusscheitel kann vom Embryosack zur Seite gedrängt werden so wie bei vielen Labiaten (Schnarf 1917) oder er kann oberhalb des Embryosacks persistieren so wie bei *Silphium* (Merrel 1900), *Verbena*-Arten (Kanda 1920). Bei den Rubiaceen wurde die Nuzellusepidermis wie bei vielen Umbelliferen auf der Seite von dem auswachsenden Embryosack durchbrochen, und Archesporzellen persistierten an der Basis des Embryosacks (Lloyd l. c.).

Der Embryosack ist stets lange vor der Befruchtung und auch vor der Anthese fertiggebildet. Neugebildet ist er oft noch klein, kaum grösser als der Nuzellus (*Heracleum*), und seine Grösse und Form variieren (s. Samenentwicklung). Er wächst immer in die Länge, gewöhnlich auch lange Zeit in die Breite. Dabei erleidet er

verschiedene Formänderungen, was einen Vergleich zwischen den Embryosäcken der verschiedenen Gattungen erschwert. Bei der Befruchtung ist er in der Regel lang, ziemlich schmal und schwach kampylotrop.

Einige der in der Chalaza verbleibenden Nuzelluszellen erhalten wie die angrenzenden Zellen verdickte Wände, und bei einer kleineren Zahl von Zellen an der Grenze zwischen dem Nuzellus und dem Integumentgewebe waren die Wände oft verholzt. Nach VAN TIEGHEM (1898) wird bei den von ihm untersuchten Umbelliferen der Nuzellus früh resorbiert »à l'exception de sa base, qui forme une colonette lignifiée». Die Zahl der Zellwände, die verholzten, ist jedoch, wie gesagt, nur gering. Als Hypostase (vgl. VAN TIEGHEM 1901 a) sind nicht nur die Zellen mit verholzten Wänden zu bezeichnen, sondern der ganze erwähnte kleine Zellkomplex in der Chalaza, der später aus kleinen Zellen mit chromophilen Kerne und verdickten Wänden besteht (s. Tafelfig. *c*). Er bleibt oft sehr lange sichtbar, bei *Carum* z. B. in Samen, die so alt waren, dass die Keimblätter des Embryos gerade angelegt wurden und das Integument — mit Ausnahme jenes Zellkomplexes und der Epidermis — resorbiert war. Wie vorher auch bei anderen Pflanzen konstatiert worden ist, hat also die Hypostase gegenüber der auflösenden Tätigkeit des Endosperms grössere Widerstandskraft als die übrigen Teile des Integumentes. Ihre Funktion dürfte damit in Zusammenhang stehen. Nach VAN TIEGHEM (1903) dient sie dazu zu verhindern, dass der Embryosack in die Chalaza hinunterwächst. Dies geschieht auch bei den Umbelliferen, aber speziell bei *Carum* wuchs doch da der Embryosack stattdessen auf der Dorsalseite unterhalb der Hypostase. Vielleicht dient diese als ein Organ für die Nahrungszufuhr, indem die Nahrung unbehindert, ohne von zusammengesunkenen und degenerierten Zellen gestört zu werden, von dem chalazalen Ende des Gefässstranges in den Embryosack (das Endosperm) einströmen kann. Eine ähnliche Auffassung hat MAGNUS (1913) über die Funktion der Hypostase bei der Podostemaceen. Bezüglich des Leitungsgewebes zwischen dem freien Ende des Gefässstrangs der Raphe und dem Chalazaende des Embryosacks siehe *Hydrocotyle*, *Capnophyllum*, *Anethum*.

Die Antipoden sind bei vielen Umbelliferen gut entwickelt. Ihre ursprüngliche Anordnung und Form beruhte auf der Form des chalazalen Teiles des jungen Embryosacks, wie es z. B. bei *Eleagnus* der Fall ist (SERVETTAZ 1909, S. 358), wo die Anordnung der Antipoden bei einer und derselben Art variieren kann. Wenn sie im Dreieck angeordnet waren, war der chalazale Antipode am besten entwickelt und konnte bedeutende Länge erreichen, z. B. bei *Coriandrum*, wo der Antipodialapparat hierdurch Ähnlichkeit mit dem vieler Rubiaceen besitzt (LLOYD l. c.). Bei *Astrantia*, *Eryngium*, *Oenanthe* teilten sich die Antipoden mehrmals. Viele Antipoden fanden sich auch regelmässig bei *Drusa*, hier jedoch primär. Nur gelegentlich teilte sich ein Antipode bei den übrigen Umbelliferen, aber bei vielen von ihnen teilte sich der Kern der Antipoden einmal oder mehrmals. Zweikernige Antipoden waren also häufig (ebenso wie bei den Valerianaceen, ASPLUND 1920). Eine Vermehrung der Zahl der Antipoden, Teilungen ihrer Kerne und überhaupt eine kräftige Ent-

wicklung des Antipodialapparates ist übrigens bei zahlreichen Pflanzen konstatiert worden (näheres s. Asplund 1920), und bei *Compositae* herrschen die variierendsten Verhältnisse in dieser Beziehung (sehr ausführliches Verzeichnis bei Small 1919). Auch verschiedene andere Veränderungen pflegten die Antipoden zu erleiden, gewöhnlich lange bevor der Embryosack befruchtet worden war: die Kerne wurden grösser und füllten sich ganz mit Chromatin, waren mehrere Kerne in derselben Zelle vorhanden, so verschmolzen sie in der Regel miteinander. Kernverschmelzungen in Antipoden sind bei gewissen Ranunculaceen beschrieben worden (Huss 1906, s. auch Tischler 1921) und kommen sicher noch bei vielen anderen Pflanzen vor. Carano (1921, S. 104) deutet ihr Auftreten bei *Senecio vulgaris* an. Ein nennenswertes Wachstum der Antipodenzellen kam jedoch nicht vor. Bei vielen (*Hydrocotyle*, zahlreichen Peucedaneen und Seselinen) waren sie ephemer, gewöhnlich persistieren sie jedoch länger und sind noch lange nach der Befruchtung sichtbar. Jurica (1922, S. 297) sagt über die Antipoden der Umbelliferen, sie seien »somewhat ephemeral breaking down shortly before or after the fusion of polar nuclei». Eine so kurze Lebensdauer dürften sie jedoch nur ausnahmsweise haben. Was schliesslich die Funktion der Antipoden betrifft, so kommt ihnen z. B. bei *Astrantia*, *Carum*, *Pimpinella* wahrscheinlich eine vermittelnde Rolle bei der Nahrungszufuhr zum Embryosack zu. Dagegen wirken sie da sicher nicht auflösend auf die übrigbleibenden Teile des Nuzellus (nach Lötscher, 1905, ihre Funktion bei vielen Pflanzen; s. auch Goebel 1901 S. 805, Stolt 1921); deutlich ist dies bei *Orlaya*, *Carum* und anderen Pflanzen mit persistierenden Antipoden zu sehen, besonders wo sie auf einem Postament liegen. Später wird wohl in vielen Fällen ihre nahrungsvermittelnde Funktion von den chalazalen Teilen des Endosperms übernommen (*Pimpinella*). Schon früh pflegen sich nämlich grössere Mengen Endosperm dort anzusammeln, was z. B bei *Anethum* der Fall ist, d. h. dort, wo die Antipoden bald verschwinden. (Über die Funktion der Antipoden bei den Angiospermen im allgemeinen, vgl. unter den neuesten Arbeiten Stolt 1921 und Tischler 1921.)

Die Polkerne verschmelzen innerhalb der verschiedenen Gattungen verschieden schnell. In dem befruchtungsreifen Embryosack liegt der Zentralkern dicht am Eiapparat (einzige Ausnahme *Levisticum;* vgl. auch *Drusa*). Die Synergiden sind im allgemeinen langgestreckt, sie haben einen grossen zytoplasmahaltigen Teil und eine meistens ziemlich kleine Vakuole. In ihrem Zytoplasma fand sich vor der Befruchtung immer eine fadenförmige Struktur. Der Fadenapparat aus Zellulose fehlte jedoch. Die Eizelle ist anfangs bedeutend kleiner als die Synergiden und etwas weiter unten inseriert. Bei vielen Arten treten in ihr chromophile Körner auf (s. *Astrantia*, *Levisticum*), oft erst unmittelbar vor der Befruchtung, in grösserer Menge nach derselben.

Die Zellschicht des Integuments, die am nächsten den Embryosack umkleidet, war mehr oder weniger deutlich als eine Mantelschicht ausgebildet, die sich nicht um den Mikropylenkanal hinauf erstreckte. Wenn der Embryosack jung war, waren ihre Zellen bei vielen Gattungen radial verlängert. Eine Kutikula bekleidete die

an den Embryosack grenzende Fläche der Mantelschicht. Später war letztere in den meisten Fällen weniger deutlich, ihre Zellen waren kubisch oder tangential gestreckt, was daher kam, dass das Wachsen des Embryosacks schneller erfolgte als die Teilung der Mantelschichtzellen. Während dieser ganzen Zeit hat die Mantelschicht sicher keine Funktion. Ihr Ausbildungsgrad beruht auf der Teilungsgeschwindigkeit ihrer Zellen im Vergleich zu dem Wachstum des Embryosacks. Ebenso wie bei den Scrophulariaceen (Schmid 1906) und Labiaten (Schnarf 1917) hat sie also den Charakter eines meristematischen Gewebes um den Embryosack, das sich durch zahlreiche radiale Zellteilungen auszeichnet. Auch wenn das Integument nicht über den Nuzellus wächst, tritt die Mantelschicht hervor dank der Tatsache, dass weitere Teilungen stattfinden (*Ammi*).

Bei und direkt nach der Befruchtung wird bei den Umbelliferen die Mantelschicht wieder deutlich. Ihre Zellen sind dann im allgemeinen kubisch und sehr plasmareich, und deren Kerne sind oft etwas grösser und chromatinreicher als die der ausserhalb liegenden Zellen (vgl. Tischler 1921). Sie bleiben nur kurze Zeit erhalten, aber die angrenzenden Integumentzellen waren bei vielen Gattungen in Auflösung, bevor die Mantelschicht verdrängt wurde. Letztere degenerierte verschieden. Oft wurden ihre Zellen vom Embryosack verdrängt, ohne dass sie irgendwelche Veränderungen durchmachten. In vielen Fällen wurde erst teilweise ihr Zytoplasma ausgeleert, und es entstanden grosse Vakuolen in den Zellen, die bei vielen Arten ganz frei von Zytoplasma wurden und Einbuchtungen in den Embryosack bildeten oder in ihn hineinwuchsen und sich teilten, bevor sie zerstört wurden. Wahrscheinlich hat die Mantelschicht in der späteren Periode ihrer Entwicklung eine gelegentliche Funktion, die vielleicht darin besteht, dass sie die Auflösung des Integuments einleitet.

Die Grösse und Form der Samenanlagen zur Zeit der Befruchtung war ziemlich verschieden bei den verschiedenen Gattungen. Bei vielen füllten sie den grössten Teil des Merikarps aus, bei anderen war dies keineswegs der Fall. Grösse und Form der Samenanlage standen oft in einem gewissen Verhältnis zu der des Merikarps. Viele Arten mit grossen, geräumigen Ovarien hatten grosse Samenanlagen mit dickem Integument. Die Länge des Mikropylenkanals variierte; oft war er in seinem oberen Teil nach der Epidermis des Funikulus zu gebogen. In anderen Fällen war er gerade. Oft war das Integument an der Mikropyle auf der Rapheseite nicht ausgebildet, und der Mikropylenkanal wurde dann dort nur vom Funikulus begrenzt. In der Regel war das Integument auf der Dorsalseite der Samenanlage höher. Auf dem Funikulus bildeten sich vor der Befruchtung bei vielen Arten mehrere kleine obturatorartige Fältchen. Bei vielen bildete sich ein grösserer Obturator oft von lakunärem Bau (siehe *Hydrocotyle*, *Scandix*, *Physospermum*, *Angelica*). Seine Grösse konnte bei einer und derselben Art variieren. Auch wenn der Mikropylenkanal gerade war, konnte so der Pollenschlauch direkt in ihn hineinwachsen, indem er die ganze Zeit dem leitenden Gewebe folgte, ohne dass er über den Integumentrand hinauszuwachsen brauchte. Die Länge des Funikulus variierte bedeutend. Seine

Epidermiszellen waren als Leitungsepithel für den Pollenschlauch ausgebildet. Der Form nach waren sie palissadenartig, kubisch oder tangential abgeplattet; bei den meisten, aber nicht bei allen Arten waren sie plasmareich.

Obwohl der Embryosack lange vor der Befruchtung gebildet wird, macht er also eine Reihe von Veränderungen durch (betreffend Antipoden, Zentralkern, Synergiden, Mantelschicht, Grösse usw.), bevor die Befruchtung eintritt. Die Veränderungen berührten auch die Samenanlage: der Mikropylenkanal wurde nach dem Funikulus zu gebogen, ein Obturator wuchs aus, die Aussenwand der Funikulusepidermiszellen wurde verdickt; auch die abortierenden Samenanlagen machten, wie oben beschrieben wurde, Veränderungen durch. Zweifellos sind also Samenanlage und Embryosack erst lange nach der Bildung des letzteren und erst nach Eintritt jener Veränderungen befruchtungsreif.

Bei einigen Umbelliferen hat man konstatiert, dass sie selbstfertil waren (z. B. *Anthriscus silvestris* Petersen 1914, *Pimpinella saxifraga* Petersen 1921); bei manchen (z. B. *Seseli gracile*), von denen im Botanischen Garten nur ein Exemplar gezüchtet wurde, trat Befruchtung ein, und die Selbstfertilität dürfte in dieser Familie häufig sein. Das Empfangsgewebe auf den Narben bestand bei einigen aus teilweise papillenförmigen Zellen, sonst kam typisches »Prismenepithel» vor (nicht bei *Sanicula*, Behrens 1875, S. 31). Der Weg des Pollenschlauches ist beschrieben worden (s. *Orlaya* u. a.). Die Tela conductrix in den Griffeln hat bereits Tanfani (1891, S. 456) beschrieben als »un tessuto conduttore lasso, constituito da cellule allongate, dalla membrana sottile». Nur bei zwei Arten wurde die Doppelbefruchtung beobachtet, sie kommt aber sicher in der Familie allgemein vor, da Spuren eines Pollenschlauchs und eine von ihm umgewandelte Synergide vorhanden waren, wenn die Endospermbildung begonnen hatte. Die Spermakerne waren verschieden bei *Carum* und *Levisticum*. Dass sie innerhalb einer und derselben Familie sehr verschiedenes Aussehen haben können, ist indessen bei anderen Familien konstatiert worden, z. B. bei *Compositae* (s. hierüber Dahlgren 1920).

Gleich nach der Befruchtung beginnen die Teilungen des Zentralkerns. Bei allen Arten erfolgte die Endospermbildung nach dem sog. nuklearen Typus, d. h. anfangs durch freie Kernteilungen. Der Embryosack wuchs stark, seine Zytoplasmamenge nahm zu, während sich die Zahl der freien Kerne rasch vermehrte (siehe *Carum*). In der Regel sammelte sich allmählich eine grössere Menge Zytoplasma mit freien Kernen im obersten Teile des Embryosacks rings um die Eizelle und unter ihr. Bei vielen bildete sich eine solche Endospermansammlung auch im unteren Teile des Embryosacks (*Foeniculum, Silaus, Elaeoselium*), bei anderen wieder war dies nicht der Fall (*Scandix* u. a.). Der lange, schmale, weit in die Chalaza hinuntergehende Teil des Embryosacks bei *Anethum, Heracleum* und anderen nahe verwandten Gattungen, der dadurch gebildet wurde, dass sich der Embryosack dort nicht erweiterte, obliterierte, ohne von Endosperm gefüllt zu werden (wie bei *Archangelica*, Hegelmaier 1885). Bei *Carum, Pimpinella* u. a. füllte sich dagegen frühzeitig die oberhalb der Antipoden befindliche Ausbuchtung des Embryosacks.

Zellbildung erfolgt im Endosperm, während erst ein Lager Kerne in dem wandständigen Zytoplasma liegt. Dann aber unterlagen die Zellen bald tangentialen Teilungen. Die Entwicklung erfolgte stets rascher auf der Rapheseite der Samenanlage, was bei Endospermbildung von diesem Typus das gewöhnliche sein dürfte (z. B. bei Primulaceen Dahlgren 1916, Loganiaceen Dahlgren 1922). Bei *Archangelica* erfolgte nach Hegelmaier die Füllung des Embryosacks mit Endospermgewebe in der Weise, dass nach Bildung dreier Zellschichten auf der Plazentaseite (Rapheseite) und zweier auf der Parietalseite (Dorsalseite) die innersten, den zentralen Hohlraum des Embryosacks umgebenden Zellen sich stark verlängern, sodass sie in der Mitte zusammenstossen und darauf Teilungen durchmachen. In den Fällen, in denen die entsprechenden Entwicklungsstufen beobachtet wurden, füllte sich bei den übrigen Umbelliferen der Embryosack in ähnlicher Weise. In der Regel erfolgten jedoch zahlreiche Teilungen der Endospermzellen (auch der langen, plasmaarmen), bevor die zentrale Vakuole verschwunden war (s. *Carum*, Tafelfig. *d*), und es fanden sich daher, ehe dies geschah, zahlreiche Endospermzellschichten, darunter recht viele plasmaarme (s. *Hydrocotyle*). Die Zahl der bei Beginn der Zellverlängerung in dem Endosperm vorhandenen Zellschichten war verschieden. Bei *Pimpinella* fand sich da nur eine auf der Dorsalseite des Endosperms (Tafelfig. *e*). In ähnlicher Weise wird bei verschiedenen anderen Angiospermen der Embryosack mit Endospermgewebe gefüllt; in neuerer Zeit hat dies Juel bei *Saxifraga granulata* beschrieben (1907); er vergleicht die verlängerten plasmaarmen Zellen mit den sog. Alveolen, die bei der Endospermbildung der Gymnospermen entstehen (siehe Herzfeld 1922, Fig. 11, 14—16, 22 betreffs *Ephedra*).

Die anfangs grossen, plasmaarmen Endospermzellen teilen sich rasch, und zwar so, dass die gebildeten Endospermzellen in radialen Reihen geordnet sind, die lange deutlich bleiben. So lange bis die erste Zellbildung im Endosperm auf der Rapheseite eingetreten war, geschah die Teilung der Endospermkerne synchron (s. *Orlaya*, *Seseli*), nachher aber unregelmässiger (vgl. jedoch Tafelfig. *d*). Die Zellen im obersten Teil des Embryosacks sind immer plasmareich, ebenso auch in vielen Fällen die an der Chalaza liegenden (s. *Pimpinella* Tafelfig. *e*). Wahrscheinlich haben sie eine spezielle, eher haustorielle oder nutritive Funktion (siehe oben). Die äusserste Zellschicht des Endosperms besteht — besonders auf der Rapheseite der Samenanlage — aus kleinen, sehr plasmareichen Zellen, die oft radial verlängert sind und sich später mit Reservestoffen füllen als die zentralen Teile des Endosperms. Sicher spielt diese Zellschicht eine Rolle bei der Nahrungszufuhr zum Endosperm. Letztere war vorher wahrscheinlich ausschliesslich (wegen der Kutikula der Mantelschicht) durch die Chalaza über Hypostase und Antipoden erfolgt (oder später über den chalazalen Teil des Endosperms); wenn aber das Endosperm älter ist und die Teile der Chalazaregion zusammen mit dem Hauptteil des Integuments verdrängt worden sind, dürfte die Nahrungszufuhr längs der ganzen Rapheseite der Samenanlage erfolgen. Bei den Araliaceen hat nach Ducamp (1902) die äusserste Zellager des Endosperms ein ähnliches Aussehen. Nach Ducamp wird von ihr

der äussere Teil des Integuments aufgelöst (»gélefié»). Bei den Umbelliferen erfolgte jedoch diese Auflösung viel früher und schneller längs den Teilen des Embryosacks (der Dorsalseite), an denen die Zellschicht wenig entwickelt war. Grosse Teile des Integuments sind noch vorhanden, wenn der Embryosack ganz mit Endospermgewebe gefüllt ist, aber dieses erweitert sich allmählich und verdrängt das Integument.

Die Eizelle unterliegt immer erst dann der Teilung, wenn die Endospermbildung eine Zeitlang in Gang war. In einigen Fällen wurde sie ungeteilt beobachtet, obwohl Endospermgewebe gebildet und in dem andern zur selben Frucht gehörigen Merikarp mit ebensolchem Endosperm ein mehr oder weniger weit entwickelter Embryo vorhanden war. Die Eizelle wurde in solchem Fall gross und plasmaarm; der Grund für das Ausbleiben der Teilung ist unbekannt. Bei *Carum* begann die Embryobildung jedoch recht kurze Zeit (einige wenige Tage) nach der Befruchtung, während sich noch freie Endospermkerne vorfanden. Bei *Hydrocotyle, Myrrhis* u. a. war dagegen Endospermgewebe gebildet, und die Embryobildung fing viel später an (s. auch *Anthriscus*). Die Embryoentwicklung stimmte mit der von Hegelmaier (1878) beschriebenen überein (s. Fig. 11, 12 und 14). Stets bildete sich durch Querwände zuerst eine einfache Zellreihe von wechselnder Länge (Proembryo). Die längste wurde bei *Smyrnium, Foeniculum* gesehen (ungefähr 10 Zellen). Der eigentliche Embryo wurde am freien Ende des Proembryos angelegt, indem die Zellen dort grösser wurden, grössere Kerne bekamen und durch vertikale oder schräge Wände geteilt wurden. Häufig wurde er frühzeitig angelegt (*Seseli montana, Pastinaca*), bevor der Proembryo grössere Länge erreicht hatte. Und wie bei *Petroselinum* schien die Zahl der Zellen, aus denen der Proembryo gebildet war, zu variieren. In der Regel bei *Carum*, oft aber auch bei anderen (selten bei *Anethum*), wurden verschiedene der mittelsten und basalen Zellen des Proembryos durch vertikale oder schräge Wände geteilt, bevor der eigentliche Embryo angelegt wurde.

Die nächstfolgende Entwicklung wurde dadurch gekennzeichnet, dass vertikale, schräge und transversale Wände auf der ganzen Länge des Embryos angelegt wurden, ohne dass dabei irgendwelcher Plan erkennbar war. Hierdurch wurde der Embryo mehr oder weniger verlängert, bog oder krümmte sich gewöhnlich, die Plasmamenge in seinen Zellen nahm zu, und es war oft schwer, den Embryo von dem ihn umgebenden Endospermgewebe abzugrenzen. Allmählich vermehrte sich die Zahl der Zellen im eigentlichen Embryo, der dadurch besser von dem oberen Embryoteil abgegrenzt wurde, welcher als Suspensor ausgebildet wird. Im eigentlichen Embryo werden die Zellteilungen regelmässiger, die Epidermiszellen scheiden sich nach und nach ab, und er bekommt bald das Aussehen einer regelrechten Embryokugel. Diese wächst, und während sie anfangs mehr abgerundet war, wird ihre Oberfläche unten abgeplattet, und auf beiden Flanken wachsen die Keimblätter heraus. Erst als diese eine bedeutende Grösse erreicht hatten, wurde zwischen ihnen eine Gewebeerhöhung angelegt, die Plumula (siehe Tafelfig. *a*). Hegelmaier hat diese Plumulaerhöhung bei *Petroselinum* beobachtet, während Mez (1887, S. 31) dagegen von den Embryonen der Umbelliferen sagt: »eine Plumula fehlt beim

ungekeimten Samen immer». Die Teilungen im Suspensor waren abgeschlossen, wenn die Embryokugel deutlich war. Die Länge des Suspensors variierte, und er war oft gekrümmt. Meist war er mehrere Zellen dick (s. jedoch *Hydrocotyle*, *Didiscus*). Die von Jurica abgebildeten *Eryngium*-Embryonen haben nur eine Zellreihe, sie waren nach ihm oft unregelmässig »like a pteridophyte embryo». Später wird der Suspensor vom Endosperm verdrängt.

Hegelmaier (1878, S. 133) hat für die Unregelmässigkeiten der Embryobildung bei *Petroselinum* eine Erklärung gegeben. Nachdem 4 bis 5 Zellen gebildet sind, ist der Embryo von derbwandigen Endospermzellen umgeben und seine weitere Entwicklung erfolgt »gleichsam im Kampf mit diesem ziemlich festen Gewebe». Hierdurch werden teils die Unregelmässigkeiten in der Form des Proembryos, teils die sehr grosse Regellosigkeit in der Richtung der angelegten Zellwände bedingt. Später hat dann der Embryo einen festeren Bau erhalten, und ausserdem ist das ihn umgebende Endospermgewebe gelockert, weshalb die späteren Teilungen und die Differenzierung im Embryo in regelmässiger Weise erfolgen. Bei verschiedenen (nicht allen) Ranunculaceen sind die Zellteilungen in der früheren Entwicklungsperiode des Embryos ebenfalls sehr unregelmässig (s. bes. *Clematis*, Souèges 1910), und hinsichtlich *Helleborus foetidus* nahm Hegelmaier (l. c., S. 34 ff.) eine ähnliche Erklärung für dieses Verhalten an, die Souèges (1914, S. 60) jedoch zurückweist. Nach ihm beruhen die Unregelmässigkeiten auf inneren, erblichen Faktoren. Auch einige Solanaceen verhalten sich ähnlich (s. Souèges 1922), nämlich *Datura*, *Solanum Dulcamara* und *sisymbrifolium*, aber auch dort bestimmen nach Souèges innere Faktoren die Reihenfolge der Zellteilungen

Eine bei mehreren Arten angetroffene Erscheinung ist die, dass der Embryosack zwar befruchtet wird, aber weder Eizelle noch Zentralkern sich teilen. Sowohl Samenanlage wie Embryosack wuchsen jedoch vollkommen normal und hatten dieselbe Grösse wie im Tochtermerikarp, in welchem die Endospermbildung weit fortgeschritten war. Die Zellen der Mantelschicht verhalten sich wie in der Samenanlage dort und waren grösstenteils vom Embryosack verdrängt. Bleibt der Embryosack dagegen unbefruchtet, scheint er im allgemeinen nur unbedeutend zu wachsen und schrumpft bald zusammen (s. jedoch *Anthriscus*, wo er eine Zeitlang rascher als normal zu wachsen scheint). Die Mantelschichtzellen wurden dann sehr gross, wuchsen in den Hohlraum des Embryosacks hinein, teilten sich tangential und erfüllten diesen schliesslich mit einem grosszelligen Gewebe (bei *Seseli gracile* u. a.). Ein genau ebensolches Verhalten zeigt nach Longo (1909) die Mantelschicht in parthenokarpen Früchten von *Diospyros virginiana*, wo der Embryosack degeneriert, aber die Mantelschicht nach erfolgten Teilungen schliesslich seinen Raum mit Gewebe erfüllt, das bei flüchtiger Betrachtung Endospermgewebe gleicht. Haberlandt (1922) hat angenommen, dass hier wie bei *Scopolia carniolica* von dem absterbenden Embryosack »Nekrohormonen» abgesondert werden, die das Wachstum und die Teilungen in den Integumentzellen auslösen. Wenn der Embryosack unbefruchtet bleibt, degeneriert bald auch die Samenanlage. Dies ist besonders häufig

in Blüten von Seitendolden der Fall, kommt aber auch in denen der Hauptdolde verschiedentlich vor. Der Merikarp wuchs, bildete sich jedoch nicht normal aus, und Parthenokarpie dürfte kaum vorkommen. Früchte mit degenerierten Samenanlagen hatten oft dieselbe Länge wie die normalen, waren aber viel schmäler (*Ammi*), und die Auswüchse auf ihnen gelangten nicht zu voller Ausbildung.

Bei einigen Arten kam es vor, dass Endosperm- und Embryobildung eine Zeitlang normal fortschritten, dass aber dann eine Degeneration eintrat, besonders beim Endosperm (s. *Ammi*, *Foeniculum* und *Seseli*). Es handelte sich hier offenbar um ähnliche Erscheinungen wie die, die Tischler (1912, S. 26 bis 30) beschrieben hat und die in Samenanlagen vorkommen, welche parthenokarpen Früchten von *Ficus carica* angehören. Nachdem sich dort das Endosperm mit Reservestoffen gefüllt hatte, trat eine Degeneration, eine Auflösung des Inhalts der Zellen ein, und es erfolgte eine »Selbstverdauung» des Endosperms wohl durch Absonderung ähnlicher Enzyme, wie sie sonst der Embryo abscheidet. Bei *Seseli gracile* wurde der Beginn dieses Vorgangs beobachtet, und denken wir ihn uns fortgesetzt, so erhalten wir eine Erklärung für die bei *Ammi* und *Foeniculum* herrschenden Verhältnisse. Der Embryo (bei *Ficus carica* war ein solcher natürlich nicht vorhanden) zeigte grössere Widerstandskraft (s. näh. Samenentwicklung). Ausserdem traten bei *Ammi* Adventivembryonen im oberen Teil der Samenanlage auf. Haberlandt hat versucht zu zeigen, dass die auslösende Ursache der Bildung von Adventivembryonen, parthenogenetischer Entwicklung der Eizelle, Aposporie, in »Wundhormonen», sog. »Nekrohormonen», zu suchen ist, die sich aus absterbenden Zellen im oder um den Embryosack bilden (1921, a, b und c, 1922), und er hat sogar experimentell Nuzellusembryonen bei *Oenothera Lamarckiana* hervorgebracht (1921, b). Es ist anzunehmen, dass sich bei der Degeneration des Endosperms bei *Ammi* derartige »Nekrohormonen» bilden, die die auslösende Ursache zur Entstehung der beschriebenen Adventivembryonen sind.

Die Veränderungen im Integument und Ovarium nach der Befruchtung sind hier wenig untersucht worden. Sie sind früher bei verschiedenen Umbelliferen beschrieben worden. Die Samenanlage wächst stark nach der Befruchtung. Das Integumentgewebe nimmt dann bei vielen Arten stark zu, oft relativ mehr als der Embryosack (*Anthriscus*, *Angelica* u. a.); und wenn der Embryosack mit Endospermgewebe gefüllt ist, sind in der Regel grosse Teile des Integuments noch nicht aufgelöst. Auf der Rapheseite der Samenanlage erfolgt die Auflösung stets langsamer, und hier sind bei vielen Arten noch in reifen Früchten grössere Mengen Parenchymgewebe vorhanden (coelo- und kampylosperme Umbelliferen). Bei sämtlichen fanden sich Massen von Stärke im Integument; ihre Anlagerung begann zur Zeit der Befruchtung vor allem auf der Rapheseite längs der Dorsalseite des Gefässstrangs, an dessen Oberteil und im Funikulus anfangend und dann nach unten fortschreitend. Die peripherischen plasmareichen Endospermzellen spielen vielleicht eine Rolle bei der Auflösung dieser Stärkemassen.

Die Verwandtschaftsverhältnisse der untersuchten Umbelliferengattungen.

Bei den *Umbelliferae* erfolgte, wie aus dem vorher Gesagten ersichtlich ist, die Samenentwicklung in ziemlich gleichmässiger Art, was zu erwarten war, da die Familie ja recht einheitlich ist. Einige Unterschiede sind allerdings gezeigt worden, z. B. in bezug auf die EMZ-Anzahl, den Nuzellus, die Lebensdauer und das Aussehen der Makrosporen, den Grad und die Art der Zerstörung des Nuzellus, das Aussehen des vierkernigen Embryosacks, das Aussehen und die Grösse des fertigen Embryosacks, die Mantelschicht, die Dicke des Integuments, die Form der Samenanlage, die chromophilen Zellen, den Obturator, die Embryo- und Endospermbildung usw. In verschiedenen Fällen gab es Variationen innerhalb einer und derselben Art, z. B. hinsichtlich der Nuzelluszerstörung (*Coriandrum*, *Sium*), der EMZ-Anzahl (*Portenschlagia*), der Embryobildung (*Carum*, *Anethum*); besonders die später hervorkommenden Blüten verhielten sich oft abweichend, und wenn ein grösseres Material von mehreren verschiedenartigen Orten untersucht worden wäre, wären diese Variationen wohl wahrscheinlich noch deutlicher hervorgetreten. Die Arten ein und derselben Gattung, die untersucht worden sind, zeigten oft untereinander Verschiedenheiten (s. *Didiscus*, *Angelica*), zeichneten sich oft aber auch durch die gleiche Eigenheit aus (z. B. die Form des Embryosacks bei *Pimpinella*).

Eine Frage, die sich einem sofort aufdrängt, ist die, wie weit die Differenzen in der Samenentwicklung zwischen den verschiedenen Gattungen ein Hilfsmittel zur Entscheidung über deren systematische Stellung bilden können. Ausser den soeben angedeuteten Schwierigkeiten muss man aber noch andere vor Augen haben. So ist hier zwar ein recht umfangreiches Material untersucht worden, aber dies umfasste im ganzen doch kaum ein Viertel sämtlicher Umbelliferengattungen. Ferner stammte das untersuchte Material grossenteils von in botanischen Gärten gezüchteten Pflanzen, und da diese sich oft in anderem Erdreich und Klima befinden als dem natürlichen, ist es möglich, dass die gefundenen Verhältnisse in manchen Fällen nicht die typischen sind (z. B. hinsichtlich der EMZ-Anzahl, der Verdrängung des Nuzellus; vgl. mit dem Verhalten der Blüten aus den Seitendolden). Was schliesslich die Frage betrifft, wie weit es zulässig sein kann, Charaktere (oft mehr oder weniger subtile), die der Samenentwicklung entnommen sind, bei der Systematik innerhalb einer und derselben einheitlichen Familie zu verwenden, so muss sie für jeden Fall gesondert beantwortet werden: in der einen Familie können solche Charaktere vollständig wertlos sein, in der anderen können sie so auf die verschiedenen Gattungen verteilt sein, dass sie ein Ausdruck für gewisse phylogenetische Verhältnisse und Entwicklungslinien zu sein scheinen. Einen Versuch, besonders die Beobachtungen Péchoutres (1902) für das System der Rosaceen zu verwenden, machte Jacobsson-Stiasny (1914).

Grosse Schwierigkeiten erheben sich auch dadurch, dass die verschiedenen Umbelliferengattungen teilweise einander sehr nahestehen und oft Verbindungen

nach mehreren verschiedenen Richtungen haben (s. Géneau de Lamarlière 1893). Systematisch ist die Familie auch ziemlich verschieden behandelt worden, und die aufgestellten Systeme bilden nach Wolf (1910, S. 22) in vielen Fällen keinen richtigen Ausdruck für die gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnisse der Gattungen. Ausser den äusseren morphologischen und besonders den karpologischen Charakteren, hat man oft auch die Anatomie der Blätter und des Stammes für die Systematik anzuwenden versucht (van Noenen 1895, Nestel 1905, vor allem Géneau de Lamarlière 1893; s. a. Drude 1897, Calestani 1905), doch stellen sich hierbei grosse Schwierigkeiten in den Weg (Funk 1912, S. 37 und 63: die Gestaltsverhältnisse der peripherischen Stereomsysteme des Stammes können zwar in gewissen Fällen von Bedeutung für die Artcharakteristik sein, kommen aber gar nicht in Betracht, wenn es sich um grössere Gruppen handelt; der Qualität seiner Elemente ist dagegen wahrscheinlich eine systematische Bedeutung beizumessen).

In der nachstehenden Diskussion wurden fast nur die von Drude (= D., 1897), Calestani (= C., 1905) und von Bentham und Hooker (= B.-H., 1862—67) aufgestellten Systeme berücksichtigt; ferner werden nur die hier gemachten Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte in Betracht gezogen. Wie schon jetzt erwähnt werden muss, handelt es sich hier in der Hauptsache nur um einen Hinweis, in welchem Masse die Gattungen, die in die gleiche Gruppe gestellt werden, einander gleich oder ungleich sind; eine Charakterisierung oder Abgrenzung grösserer Gruppen kann nur in geringerem Grade stattfinden.

Die Unterfamilie *Hydrocotyloideae*, am meisten ausgebreitet in Australien und auch in Südamerika, dürfte die älteste sein und gilt für diejenige, bei der die grössten Ähnlichkeiten mit *Araliaceae* vorkommen. Drude (1886) meinte anfangs im Hinblick auf die geographische Verbreitung der Familie, die Umbelliferen hätten eine polyphyletische Herkunft, später aber (1897, S. 109) sagte er, »dass die australen Florenreiche als die Heimat der ganzen Familie der Umbelliferen angesehen werden können», wo sich die *Hydrocotylodeae* wahrscheinlich aus den Araliaceen entwickelt hätten. Nach Irmscher (1922, S. 205 ff.) kann dagegen die heutige Verbreitung der Umbelliferen nur dadurch erklärt werden, dass sie ihre Heimat in der tropischen Zone hatten, wo sie sich aus den Araliaceen entwickelten, und von dort geschah eine bipolare Auswanderung einerseits nach Australien usw., anderseits nach der nördlichen extratropischen Zone. Jedenfalls sind doch *Hydrocotyloideae* ein alter Stamm, »in den zuerst isolierten australen Gebieten sowohl abgeschnitten als auch konserviert worden, ähnlich wie so viele alte Typen anderer Verwandtschaft» (l. c. S. 207), »es spiegeln . . . die Umbelliferen die Genese der grossen Florenreiche wieder». Hier wurden *Hydrocotyloideae* wenig untersucht. Was die Samenentwicklung betrifft, so bestanden Ähnlichkeiten mit gewissen Araliaceen (vgl. S. 106) in der Ausbildung des Funikulus (bei der Gruppe *Hydrocotyleae*) und in der Abwesenheit einer chromophilen Zellgruppe in der Chalaza. *Actinotus*, der von B.-H. zu den *Saniculeae* gezählt wird (s. auch D., S. 124) scheint bezüglich des Aussehens der Samenanlage und des Funikulus hierherzugehören. Schon *Hydrocotyle*, das an erster

Stelle im System steht, hat einen stark reduzierten Nuzellus, und die Anwesenheit von nur zwei Samenanlagen deutet wohl auch auf Reduktion. In der Gruppe *Mulineae* war der Funikulus länger und besass nicht jene haarähnlichen Papillen, wodurch die Ähnlichkeit mit den übrigen Umbelliferen grösser ist. *Drusa* scheint mit allen ihren Eigenheiten eine abgeleitete Form zu sein (vgl. auch *Bowlesia*). Ob 16-kernige Embryosäcke abgeleitet oder primitiv sind, ist von vielen Forschern diskutiert worden (für letzteres haben sich besonders Ernst 1908, Schürhoff 1919 ausgesprochen, für ersteres Palm 1915, Häuser 1916; siehe auch S. 23—24 dieser Abhandlung).

Die wenigen untersuchten zur Unterfamilie *Saniculoideae* — die von C. und B.-H. mit der vorhergehenden vereinigt wird — gehörigen Arten waren einander gleich. Die Zahl der Antipoden war in der Regel bedeutend, der Mikropylenkanal ungewöhnlich lang, der Nuzellus lang, aber in seinem oberen Teil reduziert. *Sanicula* schien von den anderen etwas verschieden zu sein; jedoch gelten *Astrantia* und *Sanicula* als einander nahestehend, *Eryngium* als abweichender (C. 1905, Wolf 1913). In der Gruppe *Lagoecieae* fand sich eine ordentliche Gruppe chromophiler Zellen, und sie nähert sich dadurch der nächsten Unterfamilie.

Die Unterfamilie *Apioideae* enthält die grosse Mehrzahl der Umbelliferengattungen. In ihr findet man einen Typus der Embryosackentwicklung, den man den Anethumtypus nennen kann; er ist gekennzeichnet durch in der Regel mehrere EMZ, persistierende, »anethumartige» Makrosporen; die chalazale Makrospore wächst ein wenig in die Chalaza hinunter, der Nuzellus wird an der Seite verdrängt, bald tritt eine chalazale Ausbuchtung des Embryosacks auf usw. (s. oben die Zusammenfassung der Samenentwicklung). Dieser Typus erscheint oft nicht in allen diesen Charakteren gleich deutlich, aber man konnte ihn doch mehr oder weniger bei allen untersuchten, von D. zu den Peucedaneen gezählten Gattungen erkennen (ausgenommen *Capnophyllum*; bei *Levisticum* und möglicherweise *Ferula* tritt er undeutlich hervor). Dieser Typus fand sich, wie es schien, auch bei der Mehrzahl der Seselinen mit Ausnahme von *Oenanthe*, *Meum* und vielleicht *Athamanta*. Unter den übrigen Umbelliferen konnte man hier und da in der einen oder anderen Beziehung Ähnlichkeiten mit diesem Typus finden (*Coriandrum*, doch nicht *Bifora*; *Conium*, wo aber die Verdrängung des Nuzellus ganz anders erfolgt). Dieser Anethumtypus ist offenbar ein abgeleiteter Typus und durch ihn kommt die Mehrzahl der *Seselinae* und *Peucedaneae* einander näher und in ein gewisses gegensätzliches Verhalten zu den anderen Apioideen, die Grenze ist jedoch keineswegs scharf. Er deutet darauf hin, dass diese Gruppen phylogenetisch jünger sind.

Innerhalb der Untergruppe *Scandicinae* gehören zweifellos *Chaerophyllum*, *Anthriscus*, *Physocaulis* und *Myrrhis* zusammen. Das Aussehen der Samenanlagen, das Wachstum des Embryosacks, der Bau und die Verdrängung des Nuzellus sind gleich (*Physocaulis* ist jedoch den anderen weniger ähnlich; dieser Gattung kommt nach Briquet 1904 »un rang générique» zu und ist sowohl von *Anthriscus* wie *Chaerophyllum* deutlich verschieden sie ist infolgedessen nicht *Chaerophyllum* beizu-

zählen). *Anthriscus* und *Physocaulis,* wie C. es tat, auszuscheiden und zu den Caucalinen zu zählen, dürfte unrichtig sein. *Scandix*, nach der die Gruppe ihren Namen bekommen hat, wich mehr ab. Die Gattung zeigt Gleichheiten mit *Caucalinae* (Nuzellus klein usw.), und beide Gruppen haben nach D. viel Gemeinsames (sie sind bei D. nur Untergruppen). *Scandix*' grosser Obturator fand sich jedoch nirgends. Etliche der Verschiedenheiten (die Form der Samenanlage, die Grösse des Nuzellus und des Embryosacks usw.) wurden wohl durch die abweichenden Raumverhältnisse im Merikarp bedingt. *Molopospermum* schliesslich hat eine Samenanlage u. a. von ganz anderem Aussehen (das Fruchtknotenfach war sehr geräumig), und man kann in Zweifel sein, ob es hierher gehört. In der Tat ist es oft *Smyrnieae* zugeführt worden; von B.-H. und C. wurde es *Physospermum* nahegestellt und zeigt im Aussehen der Samenanlage wie im Bau des Nuzellus und des Embryosacks grosse Ähnlichkeiten mit dieser Gattung, bei der ja auch die abortierenden Samenanlagen gross waren. Nur wenige Gattungen der *Caucalinae* wurden untersucht. Oft hat man auf die Ähnlichkeit zwischen *Orlaya* und *Daucus* hingewiesen. C. reiht sie in die *Daucus*-Gruppe ein, B.-H. bringen *Daucus,* wozu sie auch *Orlaya* rechnen, zu den Caucalineen. Die Ähnlichkeit erstreckte sich betreffend *O. grandiflora* und *D. carota* auf gewisse embryologische Einzelheiten. So hatten beide ein deutliches Postament, der neu gebildete Embryosack war klein und sehr schmal, erweiterte sich dann und bekam dabei bei beiden Arten genau dieselbe Form. D. hat zwar die Ähnlichkeit dieser beiden Gattungen auch erkannt, aber wegen der Ähnlichkeiten zwischen *Daucus* und *Laserpitium* hat in seinem System erstere Gattung eine andere Stelle erhalten. Die Ähnlichkeit mit *Laserpitium* ist hinsichtlich Form und Grösse des Embryosacks und der Samenanlage usw. doch nicht so gross wie mit *Orlaya.*

Die beiden untersuchten *Coriandreae* hatten Samenanlage und Embryosack von gleichem Aussehen (s. oben). Nach D. hat die Gruppe ihre meisten Verwandten bei *Smyrnieae physocarpae.* Die drei hier untersuchten Smyrnieen gehörten dieser Gruppe an. Sie waren einander recht ungleich. Dass die Mantelschicht bei allen dreien ebenso wie bei *Coriandrum* und *Bifora* um den Embryosack herum stets gut entwickelt ist, kann verdienen erwähnt zu werden. *Molopospermum* gehört wohl ebenfalls hierher. Die Smyrnieen hatten übrigens grosse Samenanlagen mit dickem Integument. Ausser dass die Gattungen untereinander verschieden waren, wiesen sie auch nach anderen Gruppen hin. Durch Vermittlung von *Physospermum* und *Molopospermum* wird eine Anknüpfung an *Scandicinae* gebildet (*Myrrhis*, die als mit *Molopospermum* verwandt betrachtet wird, hat ähnlichen Nuzellus), und von dort geht über *Scandix* der Weg zu den Caucalinen. Die Ähnlichkeit mit *Coriandreae* ist erwähnt worden. Das mehrzellige Archespor bei *Conium* deutet nach *Seselinae* und *Peucedaneae* hin, während die grosse Samenanlage mit dem dicken Integument teils auf die letztgenannten Gruppen, teils auf *Laserpitieae* hinweist.

Von den zahlreichen untersuchten *Carinae* hatte *Bupleurum* einen grossen Embryosack (von ähnlicher Form wie der bei *Levisticum* u. a.). Es gehört zu *Ammineae*

heteroclitae. Die übrigen hier untersuchten Gattungen gehören mehr zusammen (fast alle werden von C. zu der Gattung *Apium* vereinigt). *Petroselinum* und *Ammi* zeigten grosse Ähnlichkeit in vielen Einzelheiten. Ob die Form des fertigen Embryosacks mit chalazaler Ausbuchtung und die Tatsache, dass sich EMZ und Pollenmutterzellen ungefähr gleichzeitig teilen, darauf hindeuten soll, dass sie einen Übergang zu den *Seselinae* bilden, mag dahingestellt bleiben. Die untersuchten *Pimpinella*-Arten hatten eine charakteristische Embryosackform. Bei *Carum* erhielt der Embryosack jedoch später ein ähnliches Aussehen, *Pimpinella* hat sich vielleicht aus *Carum* entwickelt. *Aegopodium* war *Carum* teilweise ähnlich; die oberste Makrospore persistierte auch, aber nicht so lange. *Cicuta* und *Apium* hatten nichts Charakteristisches. *Sium* wich in einigen Beziehungen ab (Mantelschicht u. a.). Man kann also kaum wie D. *Petroselinum* und *Ammi* in verschiedene Gattungsgruppen einreihen, ebensowenig *Carum* und *Pimpinella*. Auch kann man nicht wie B.-H. *Petroselinum* mit *Carum* zusammenbringen, *Ammi* als besondere Gattung ansehen und gewiss nicht *Sium sisarum* zu *Pimpinella* hinbringen. Besser passen die beschriebenen Verhältnisse zu der von C. aufgestellten Ordnungsreihe seiner *Apium*-Untergattungen.

Innerhalb der Untergruppe *Seselinae* fanden sich, wie bereits erwähnt, grössere Verschiedenheiten der untersuchten Gattungen; sie hat ja den Charakter einer Übergangsgruppe. Im Hinblick darauf, dass hier gewöhnlich der Anethumtypus vorkommt, dürfte es wohl am geeignetsten sein, diese Pflanzen, wie man es ja im allgemeinen zu tun pflegt, eine Gruppe *Seselineae* bilden zu lassen. D. hat deren Ähnlichkeit mit den Carinen doch wohl zu stark betont, indem er sie nur eine Untergruppe der *Ammineae* sein lässt. *Anethum*, *Foeniculum* und *Aethusa* waren einander sehr ähnlich (besonders die beiden erstgenannten) und gehören wohl nahe zusammen. Gewöhnlich pflegt man jedoch *Anethum* zu *Peucedaneae* zu zählen, und B.-H haben es sogar in die Gattung *Peucedanum* eingereiht. *Aethusa* wurde von C. ebenfalls zu *Peucedaneae* gerechnet. Ähnlichkeiten bestehen auch mit *Peucedanum* im Nuzellusbau u. a., aber *Anethum* und *Aethusa* gehören doch in die Nähe von *Foeniculum*. *Seseli* wich mehr ab mit seinem kleineren Nuzellus und geringerer Zahl von EMZ; aber das Aussehen der Makrosporen, die Nuzellusverdrängung u. a. zeigen, dass *Seseli* hierher gehört. *Silaus* hatte zwar, wie es schien, nur eine EMZ, aber das Aussehen der Makrosporen, ihr Hinunterwachsen in die Chalaza, das Aussehen der Samenanlage veranlassen zu der Auffassung, dass *Silaus* dem Anethumtypus folgt, obwohl sich oft ein Nuzellusrest oberhalb des Eiapparats befindet. *Silaus* muss vielleicht nahe bei *Seseli* stehen, wurde aber von den verschiedenen Forschern verschiedenen Untergruppen zugeteilt, von C. zu der Gattung *Ligusticum*. *Portenschlagia* ist nur wenig untersucht worden, sie scheint mit *Seseli* und *Silaus* zusammenzugehören. Ihr sehr kurzer Nuzellus erinnert jedoch an den bei *Levisticum*. C. hat *Portenschlagia* nebst *Athamanta* zu den *Scandicineae* gezählt, D. betont die Ähnlichkeit mit *Magydaris* in *Smyrnieae*, B.-H. stellen sie neben *Seseli*. *Oenanthe*, die in der Regel neben *Seseli* gestellt wird, zeigte so grosse Verschiedenheiten, dass sie wohl zu einer ganz anderen Gruppe kommen müsste; zu welcher, lässt sich

jedoch nicht sagen. *Meum* war ebenfalls verschieden. Leider wurden keine anderen Angehörigen der Gattungsgruppe *Ligusticum* untersucht, mit Ausnahme einer *Ligusticum*-Art, die nicht sicher bestimmt werden konnte, die aber eine EMZ hatte, einen ziemlich kurzen Nuzellus, der wie bei *Levisticum* verdrängt wurde und eine ähnliche, allerdings kleinere Samenanlage besass; vor der Befruchtung bildete sich eine chalazale Ausbuchtung des Embryosacks, dadurch dass dieser sich in seinem basalen Teil nicht erweiterte. Falls die übrigen Ligusticeu sich ähnlich entwickelten, dürfte *Athamanta* ihnen angegliedert werden. Sonst pflegt man *Athamanta* neben *Portenschlagia* zu stellen, obwohl diese beiden keine grössere Ähnlichkeit zeigen (Nuzellus, Samenanlagen verschieden).

Angelicinae, die bei D. *Peucedaneae* einleiten und den Übergang von *Seselinae* bilden, werden von den anderen Forschern zu *Seselineae* gezählt. *Archangelica* und *Angelica silvestris* waren einander ähnlich und charakteristisch (in bezug auf Nuzellus, Samenanlagen, Obturator); *A. lucida* war weniger ähnlich, gehört aber auch einer etwas abweichenden Artgruppe an. *Levisticum* zeigte keine Ähnlichkeit mit *Angelica*, und seine Stellung erscheint unklar. Vielleicht gehört es zu *Ligusticae* und vermittelt den Übergang von dort. Die übrigen gehören nach D. besser zusammen. *Capnophyllum* schien jedoch unähnlich zu sein mit seinem kleinen Nuzellus, wenn auch grossem Integument. (Eine gewisse Ähnlichkeit mit *Torilis* war unbestreitbar.) B.-H. betonen seine Ähnlichkeit mit *Aethusa* (besteht offenbar nicht in der Samenentwicklung), aber bringen es neben *Siler* zu *Seselineae*, C. stellt es ebenfalls neben *Siler*, aber bei *Peucedaneae*. Nichts scheint gegen seine Verwandtschaft mit *Siler* zu sprechen. Unter den übrigen Peucedaneen waren *Pastinaca* sowie die untersuchten Tordyliinen, *Heracleum* und *Zozimia*, einander sehr ähnlich. Sie sollten also nicht verschiedenen Untergruppen zugeteilt werden. C. hat sie ja auch alle drei unter dem Gattungsnamen *Pastinaca* vereinigt. Boissier (1872) hat *Pastinaca* zu *Tordyliineae* gezählt und es neben *Malabaila* gestellt; Nyman (1878) hat *Pastinaca*, *Heracleum*, *Opopanax* zu einer Untergruppe *Pastinaceae* vereint. Es sei erwähnt, dass *Opopanax* wirklich in bezug auf den Nuzellus Ähnlichkeiten mit *Pastinaca* u. a. aufwies, sodass die genannten vier Gattungen vielleicht zusammengehören. Wahrscheinlicher ist jedoch wohl, dass *Opopanax* mehr Zusammengehörigkeit mit *Angelica* besitzt, da mit dieser Gattung nicht nur der Bau des Nuzellus, sondern auch die Samenanlagen übereinstimmten. *Lophosciadium* und *Thysselinum* waren einander ähnlich und ähnelten auch *Anethum*, *Imperatoria* war etwas abweichend. Die letztere ist von einigen mit *Angelica* zusammengebracht worden. Dort fand sich ja ein ähnlicher Nuzellus (kam auch bei *Opopanax*, *Pastinaca*, *Heracleum* und *Zozimia* vor).

In allen drei Untergruppen der *Laserpitieae* fand sich stets nur eine EMZ in einem schmaleren Nuzellus; das Verhalten der Makrosporen, die Nuzellusverdrängung, die ziemlich persistierende Nuzellusbasis erinnerten an *Smyrnieae*, *Carinae* u. and. Gruppen. Das Integument war jedoch dick wie bei vielen Arten der beiden unmittelbar vorhergehenden Gruppen. Nach D. bildet *Siler* den Übergang von den *Puecedaneae*. Es erscheint jedoch unsicher, ob hier von neuem eine Reduktion der

EMZ-Anzahl eingetreten ist. *Silers* Ähnlichkeit mit *Capnophyllum* wurde oben erwähnt. *Laserpitium* zeigte Ähnlichkeiten mit diesen beiden (Embryosack schmal wie bei *Capnophyllum*, Integument dick), und *Melanoselinum* war *Laserpitium* sehr ähnlich. *Elaeoselinum*, von B.-H. zu den Laserpitieen gerechnet, wird von C. sogar in die Gattung *Laserpitium* eingereiht. C. geht hier wohl zu weit, doch gehören diese fünf Gattungen wohl mehr oder weniger zusammen. Ihren Anschluss findet vielleicht diese Gruppe in der Nähe der Caucalinen oder Seselinen mit einer EMZ. *Daucus'* Stellung ist schon vorher diskutiert worden; er dürfte zu *Caucalinae* gehören.

Die systematische Stellung der Umbelliferen.

Kratzer (1918, Seite 329 bis 335) hat vor einiger Zeit die Prinzipien diskutiert, nach denen die Samenentwicklung Bedeutung für die Systematik besitzen sollte. Der Bau des Nuzellus (ob crassi- oder tenuinuzellate Samenanlagen), die Zahl der Integumente, die Stellung der Samenanlagen im Ovarium, die etwaige Bildung einer Deckzelle, die Endospermbildung (nukleare oder zellulare), Haustorien, Mantelschicht u. a. sind zu berücksichtigen. Weichen zwei Pflanzengruppen bezüglich einiger dieser Charaktere von einander ab, so spricht die Samenentwicklung gegen die Verwandtschaft, herrscht volle Übereinstimmung, kann man nach Kratzer nur sagen, dass die Samenentwicklung nicht gegen eine Verwandtschaft spricht. Um sagen zu können, dass sie dafür spricht, wird auch Gleichheit bezüglich gewisser spezieller Eigentümlichkeiten gefordert, die sich vielleicht beispielsweise im Bau der Samenschale finden können. Die Bedeutung dieser Charaktere wird nicht dadurch aufgehoben, dass einer von ihnen innerhalb gewisser, zweifellos verwandter Pflanzengruppen inkonstant sein kann; so kommen z. B. bei den Ranunculaceen, Rosaceen, Salicaceen sowohl ein als auch zwei Integumente vor, ja sogar innerhalb derselben Gattung (*Populus* siehe Graf 1921, *Delphinium*). Schliesslich dürfte es ausserdem klar sein, dass ein Übergang von Samenanlagen mit zwei Integumenten zu solchen mit nur einem (bei *Populus* ist nach Graf, im Gegensatz zu van Tieghem, das innere Integument neu hinzugekommen), ein Übergang von nuklearer zu zellularer Endospermbildung (innerhalb gewisser Entwicklungslinien ist vielleicht stattdessen der zellulare Typus der phylogenetisch ältere), eine Reduktion des Nuzellus usw. auf mehreren Zweigen des Stammbaums der Angiospermen vor sich gegangen ist, was die Aufgabe erschwert, die Umbelliferen von anderen Reihen abzuleiten, da grosse Ähnlichkeit in der Samenentwicklung herrschen kann, ohne dass Verwandtschaft vorhanden ist.

Zu der Reihe *Umbelliflorae* pflegt man *Cornaceae*, *Araliaceae* und *Umbelliferae* zu zählen, deren Zusammengehörigkeit von der serologischen Forschung bestätigt wird (Gohlke 1914, Kohz 1923). Die Araliaceen gelten allgemein für die den Umbelliferen am nächsten stehende Familie und für die ältere der beiden (Drude 1886, Harms 1894, Warming 1913, siehe auch S. 100 diese Abhandlung). Die Ähnlichkeiten sind so gross, dass Baillon (1880) die Araliaceen als eine Gruppe innerhalb der

Umbelliferen bezeichnet hat, und Calestani (1905) sie die erste der vier Unterfamilien seiner Apiaceen bilden lässt. Viguier (1906) betont dagegen, dass, wenn die Familien zusammengebracht werden sollen eine solche Einteilung der gebildeten grösseren Familie die richtige ist, dass *Araliaceae* und *Umbelliferae* zwei gleichgestellte Unterfamilien bilden. Die Araliaceen sind meistens — oft allerdings nur recht schwach — verholzte, die Umbelliferen krautige Formen, und die krautigen Angiospermen sind, wie angenommen wird, aus den holzigen Formen entstanden, dadurch dass das Holz in deren Stämmen eine immer schwächere Ausbildung erhalten hat. Verschiedene amerikanische Forscher haben zu zeigen versucht, in welcher Weise diese Umwandlung des Stammes während der phylogenetischen Entwicklung erfolgte, wobei jedoch verschiedenartige Ansichten zu Tage getreten sind (s. Sinnott und Bailey 1914, Fig. 14, 15 betreffs *Acanthopanax* und *Sium;* Kritik in Jeffrey und Torrey 1921, S. 236; Entgegnung Sinnott und Bailey 1922: ihre Figur 22 zeigt *Acanthopanax* als eine Übergangsform).

Die Embryologie einer Anzahl von Araliaceen wurde eingehend von Ducamp (1902) untersucht, auch Pigott (1915) und Jönsson (1880, 1881) haben Beiträge dazu geliefert. Die Ähnlichkeit mit der der Umbelliferen ist gross, doch finden sich auch einige Abweichungen. So enthält der Nuzellus im allgemeinen mehr Zellreihen als bei letzterer Familie, und die Archesporzelle sondert eine Deckzelle ab, die sich teilt, sodass die EMZ von der Epidermis durch eine oder zwei Zellschichten getrennt ist. In der Regel bilden sich nur drei Makrosporen (bei *Nothopanax* scheinen es vier zu sein, s. Pigott l. c., S. 608). Diese letzte Verschiedenheit ist vielleicht nicht so bedeutungsvoll, aber das Absondern der Deckzelle stempelt die Araliaceen als eine phylogenetisch ältere Familie, in der die Reduktion des Nuzellus noch nicht so weit fortgeschritten ist. Ihre nahe Verwandtschaft mit den Umbelliferen ist jedoch auch in der Samenentwicklung offenkundig; sollen aber die Familien vereinigt werden, was vielleicht nicht so zweckmässig ist, so muss die Verschiedenheit doch stärker zum Ausdruck kommen als bei Baillon und Calestani, nämlich so wie bei Viguier. Spezielle Ähnlichkeiten mit *Hydrocotyleae* finden sich beispielsweise bei *Aralia*, wo der Funikulus mit einzelligen Härchen, enthaltend »granulations protéiques», bedeckt ist, eine Ausbildung des Funikulus, die bei keinen anderen Umbelliferen gefunden worden ist (siehe auch S. 100).

Bezüglich der Cornaceen entstehen grössere Schwierigkeiten. Zunächst ist diese Familie heterogener und hat von verschiedenen Forschern eine recht verschiedene Abgrenzung erhalten (siehe Harms 1897, Wangerin 1906, Horne 1909, 1914, Hallier 1918, 1922, Warming 1913). Die engste Umgrenzung hat ihr Wangerin gegeben, aber auch seine *Cornaceae* sind nach Horne (1914) heterotyp, sie besteht nach ihm aus Formen, die keinen gemeinsamen Ursprung haben. Im allgemeinen ist man wohl der Ansicht, dass diese Familie den übrigen dieser Reihe ferner steht (Eichler 1878, Wettstein 1911, vgl. schon Agardh 1858, S. 232 ff., 303), und einige Forscher wollen deren Zugehörigkeit sogar ganz leugnen, so Warming (1913), der die Reihe *Cornales* aufstellt, in der auch *Hippuris* einen Platz erhält und die neben

die Caprifoliaceen gestellt werden sollte, ferner auch Hoar (1915, S. 62), der nach einem Vergleich der Anatomie des Stammes bei den drei Familien zu dem Schluss kommt, dass »using the anatomy as criterion the Cornaceae should not be placed in the same cohort with the Araliaceae and with the Umbelliferae».

Eine gewisse Variierung der Samenentwicklung scheint innerhalb der Familie zu herrschen. Eingehendere Spezialuntersuchungen wurden angestellt bezüglich *Da-*

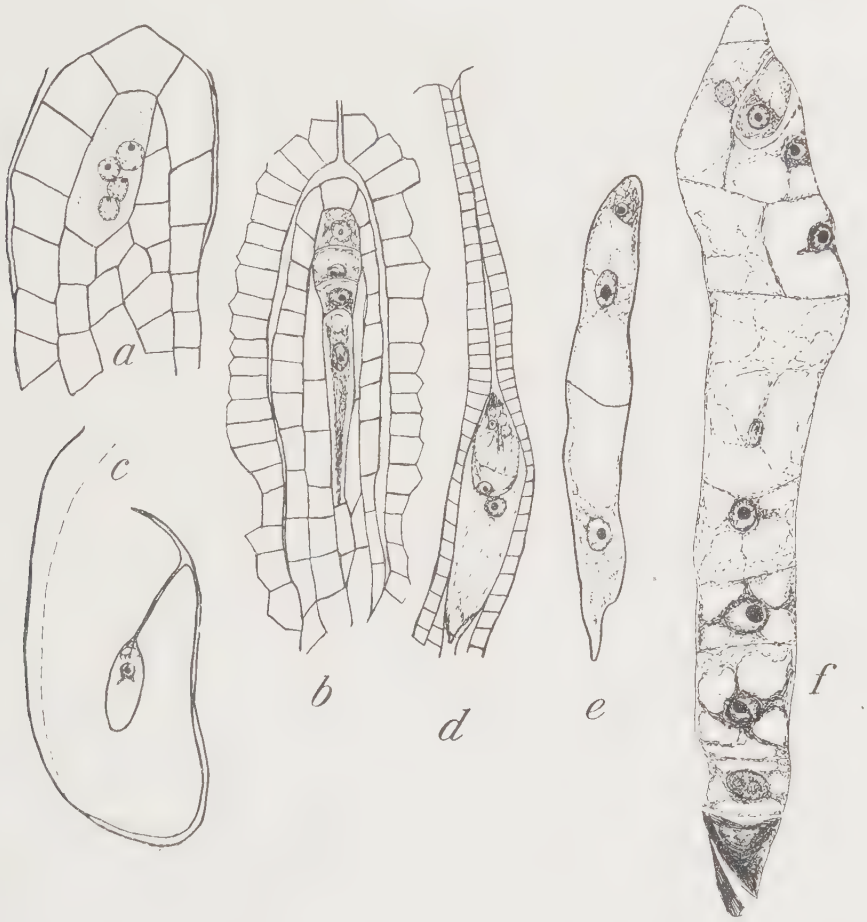


Fig. 18. *a Cornus mas.* Nuzellus nach der Reduktionsteilung. × 500. *b—f C. svecica. b* Nuzellus mit Makrosporen. × 500. *c* Samenanlage in Fruchtfach. Gefässstrang markiert. × 80. *d* Embryosack und Mikropylenkanal. × 225. *e* Embryosack nach der ersten Teilung des Zentralkerns. × 225. *f* Junges Endosperm und Eizelle. × 400.

vidia involucrata (Horne 1909), *Aucuba japonica* (Palm und Rutgers 1917), *Cornus florida* (Morse 1907). Horne (1914) hat auch das Ovarium und den Bau der Samenanlage bei verschiedenen Gattungen studiert. Auch Warming (1913) und Jönsson (1881) haben eine Reihe von Angaben geliefert. Selbst habe ich einige *Cornus*-Arten, besonders *C. svecica*, untersucht. Die Stellung der Samenanlagen variiert. Epitrop sind sie z. B. bei *Curtisia*, *Davidia*, *Nyssa* (die Warming deshalb nicht zu der Familie zählt); in der Regel sind sie jedoch apotrop, erhalten hierbei aber dann eine

tangentiale Stellung mit seitwärts gewendeter Mikropyle (Pleurotropie) bei einigen Gattungen (*Cornus* u. a., siehe Horne und Warming; rein apotrop sind sie nach Horne bei *Corokia* und *Helwingia*). Pleurotrope Samenanlage finden sich bei den Caprifoliaceen und Valerianaceen (s. Asplund 1920). Ein einziges Integument ist vorhanden (auch bei *Davidia* und *Nyssa*, Horne 1914), das hoch oben mit dem Nuzellus verschmolzen sein kann (*Davidia*, *Helwingia*). Der Nuzellus ist bei *Aucuba* gross (Horne, Palm und Rutgers), die Archesporzelle sondert dort eine Deckzelle ab, die sich ebenso wie die Epidermiszellen periklin teilt. Bei den übrigen ist die Samenanlage tenuinuzellat, der Nuzellus wird in seinem oberen Teil vom Embryosack zerstört, Deckzellen sind nicht vorhanden. Die Grösse des Nuzellus variiert (Horne), reduziert ist er bei *Helwingia*, aber besonders bei *Cornus svecica* (Verf.), bei der der obere Teil der EMZ rings herum an die Epidermis grenzt (s. Fig. 18 *b*). Mehrzelliges Archespor scheint das gewöhnliche zu sein (*Benthamia*, *Davidia* auch andere Gattungen, siehe Horne; *Cornus alba* Verf.). Eine EMZ findet sich jedoch bei *Aucuba japonica*, *Cornus florida* (Morse), *Cornus svecica* und, wenigstens manchmal, bei *C. mas* (Verf.). Gewöhnlich werden vier Makrosporen gebildet; bei *C. florida* bilden sich vier freie Kerne in der EMZ, von denen drei degenerieren und der vierte durch seine Teilungen die Kerne des Embryosacks entstehen lässt. Eine ganz ähnliche vierkernige Zelle beobachtete Verfasser bei *C. mas* (Fig. 18 *a*), während *C. svecica* dagegen vier Makrosporen bildete, von denen die chalazale den Nuzellus verdrängte und sich zu einem normalen Embryosack entwickelte (Fig. 18 *b*). Ein achtkerniger Embryosack bildet sich, bei *Davidia* (Horne 1909) und *Benthamia* (Jönsson 1881) haben jedoch mehrere Makrosporen die Tendenz zu keimen.

Die Endospermbildung ist von Anfang an zellular. Bei *C. svecica* beobachtete Verfasser nach der Befruchtung eine Wand quer über den Embryosack, die diesen in zwei lange, einkernige Endospermzellen teilte (Fig. 18 *e*). Die folgenden Stadien wurden nicht gesehen, bevor acht Zellen in einer Reihe gebildet waren; danach treten Längsteilungen ein (Fig. 18 *f*). Die Endospermzellen am Chalazaende waren kleiner und plasmareicher, und nach einiger Zeit sind die an der Eizelle belegenen ebenfalls reich an Plasma. Bei *C. Bayleyi* und *Purpusi* gab es sicherlich auch zellulare Endospermbildung, und diese kommt nach Palm und Rutgers wahrscheinlich auch bei *Aucuba japonica* vor, bei der diese Forscher nämlich ein sechzehnzelliges Endosperm gesehen haben; ferner sagte schon Horne: »It would appear that the endosperm is a walled tissue *ab initio*. This is so in an eightcelled endosperm of *Sambucus* and in slightly older stages of *Cornus* and *Davidia*» (1909, S. 318). *Davidia* hat epitrope Samenanlagen und wurde von vielen Forschern von den Cornaceen ausgeschlossen (Wangerin, Engler-Gilg 1919); interessant ist dabei, dass die Endospermbildung wahrscheinlich ähnlich ist wie bei *Cornus* und *Aucuba*. Die zellulare Endospermbildung ist vielleicht ein Charakter, der innerhalb der Familie konstanter ist als Stellung und Aussehen der Samenanlagen. Es ist hinzuzufügen, dass Hoar (l. c., S. 59) bei seinen anatomischen Studien zu dem Ergebnis kam, dass *Davidia* und *Nyssa* nicht von den Cornaceen getrennt werden dürfen (s. auch Hallier 1918).

Schliesslich sei erwähnt, dass bei *C. svecica* der Embryosack kleiner und plasmareicher war als bei den Umbelliferen, die Antipoden waren ephemerer, die Eizelle lag weiter unten im Embryosack, die Mantelschicht war in späteren Stadien sehr deutlich und umkleidete auch den Mikropylenkanal, was bei keinen Umbelliferen der Fall war (Fig. 18 *d*). Der Mikropylenkanal war auch relativ länger als bei den Umbelliferen, und der Funikulus war, wie bei anderen Cornaceen, besonders kurz, aber dick (Fig. 18 *c*).

Die grosse systematische Bedeutung der Endospermbildung hat Samuelsson (1913) gezeigt. Dass sich Familien, die für nahe verwandt gelten wie *Gentianaceae* und *Menyanthaceae* (Stolt 1921), darin verschieden verhalten, kann die Tatsache nicht beeinflussen, dass die zellulare Endospermbildung der Cornaceen zusammen mit Charakteren aus der Anatomie, der Stellung und dem Aussehen der Samenanlagen usw., gute Gründe darstellen, die für Warmings Ansicht sprechen, dass die Familie nicht zu den Umbellifloren gezählt werden darf, und zwar trotz der Ergebnisse der sero-diagnostischen Forschung. Denn es scheint, als ob sie betreffs dieser Familien noch nicht einwandfreie Ergebnisse gezeitigt habe: keine Cornacee oder Araliacee ist noch als Immunisationscentrum verwendet. Haben *Cornaceae* trotz allem Verwandtschaft mit den beiden anderen Familien, so kann sie diese nur als eine abgeleitete Familie, die von den Araliaceen abstammt, haben, jedoch nicht als der primäre Stammvater der anderen, wie Wangerin (1910), Hallier u. a. meinten. Gegen letzteres spricht sehr die zellulare Endospermbildung. Die Samenentwicklung spricht jedoch gegen Verwandtschaft. Es sei hervorgehoben, dass *Hippuris*, die in Samenanlage und Embryosackentwicklung solche Ähnlichkeit mit den Cornaceen besitzt — *C. svecica* hatte auch einen sehr reduzierten Nuzellus —, ebenfalls zellulare Endospermbildung hat (Juel 1911). Auch die Aquifoliaceen, die nach Warming möglicherweise zu der *Cornales* gehören, haben, wie kürzlich gezeigt wurde, zellulare Endospermbildung. Ausserdem zeichnen sie sich durch ein Integument und eine tenuinuzellate Samenanlage aus, in der vier Makrosporen gebildet werden (Schürhoff 1921).

Suessenguth (1921, S. 18) hält bei der Endospermbildung die Form des Embryosacks für ausschlaggebend: in schmalen, langsam wachsenden Embryosäcken erfolgt die Endospermbildung zellular (siehe jedoch Samuelssons Ausführungen l. c., S. 133). Auch Tischler (1921 S. 200) sagt betreffs des zellularen Endospermbildungstypus, »dass das Merkmal sich systematisch nur sehr bedingt verwenden lässt» und fügt hinzu: »Man hat den Eindruck, in den 'breiten' Embryosäcken mit ihren rasch verlaufenden Kernteilungen wären anfangs noch zu wenig von den spezifischen für die Wandbildung nötigen Hormonen vorhanden. Ist aber die entsprechende 'Konzentration' einmal im Synzytium da, so kann mit einem Schlage das Versäumte nachgeholt werden». Die Embryosäcke der Umbelliferen wachsen auch gleich nach der Befruchtung, besonders in der Breite, mehr als die der Cornaceen, und Kernteilungensi nd häufiger. Allerdings ist zu betonen, dass die systematische oder phylogenetische Verwertbarkeit eines Merkmals wie der zellulare Endospermbildungstypus von der physiologischen

Ursache desselben unabhängig ist. Sie kann nur durch eingehende vergleichend-morphologische Studien bewiesen oder widerlegt werden.

Die Ähnlichkeit der *Umbelliflorae* mit der *Rubiales* ist oft betont worden. Dass Umbelliferen und Rubiaceen Ähnlichkeiten aufweisen, wurde hervorgehoben (Drude 1897, Hayata 1921, Seite 208), aber noch häufiger pflegt auf die Ähnlichkeit zwischen Cornaceen und Caprifoliaceen hingewiesen zu werden (Harms 1894, Warming 1913, Wettstein 1911, Hayata 1921), besonders zwischen *Cornus* und *Sambucus* (Horne 1914, der jedoch nicht für wirkliche Verwandtschaft ist). Bessey (1915) und Wernham (1912) lassen die *Umbelliflorae* die *Rubiales* mit niedrigeren choripetalen Reihen bezw. den *Celastrales* und gewissen *Rosales* verbinden. Andere Forscher verneinen die Verwandtschaft geradezu, z. B. ausser Horne besonders Hallier (1918, Seite 118). Die neueren serologischen Untersuchungen (Alexnat 1922) zählen auch die Rubialen zu den Tubifloren und geben ihnen keine Verbindung mit den Umbellifloren. Vollkommen eindeutig scheinen die Reaktionen jedoch noch nicht zu sein (siehe Kohz 1923).

Vieler Rubiaceen Embryosackentwicklung ist wohlbekannt (Lloyd 1899 und 1902, Pierpaoli 1917, v. Faber 1912). Sie zeigt in der Regel Eigentümlichkeiten, die man bei den Umbelliferen nicht wiederfindet. Das Integument wird so nahe der Spitze der jungen Samenanlage angelegt, dass sich ein eigentlicher Nuzellus nicht bilden kann. Der auswachsende junge Embryosack dringt in die Mikropyle ein, wobei er die sie bedeckende Endodermis (Mantelschicht) verdrängt, und entwickelt sich daselbst. An seiner Basis bleiben Archesporzellen erhalten. Der Embryosack ist klein; der eine Antipode ist oft sehr lang und teilt sich bei manchen Gattungen. Die Endospermbildung ist im Gegensatz zu derjenigen der meisten anderen Sympetalen nuklear. Die Samenentwicklung scheint jedoch kaum für nähere Verwandtschaft zwischen Rubiaceen und Umbelliferen zu sprechen. Ein Vergleich zwischen *Caprifoliaceae* und *Cornaceae* liegt ein wenig ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit. Nur wenige Caprifoliaceen sind untersucht worden und die meisten davon unvollständig, so dass man kein einheitliches Bild der Samenentwicklung innerhalb der Familie erhalten kann. Die Stellung der Samenanlagen — Pleurotropie — ist ja ähnlich der bei *Cornus* (s. oben). Die Entwicklung des Embryosacks folgt bei einigen dem Liliumtypus (*Sambucus* Lagerberg 1909), bei anderen bilden sich vier Makrosporen (*Viburnum lantana* Horne 1914). Bei *Viburnum lantana* sondert die Archesporzelle eine Deckzelle ab (Asplund 1920). Die Grösse des Nuzellus scheint zu variieren. Stark reduziert ist er bei *Sambucus*. Die Endospermbildung bei *Sambucus* ist zellular (Lagerberg), innerhalb anderer Gruppen scheint der nukleare Typus vorzukommen (vgl. Samuelsson 1913), so bei *Linnaea* (Giger 1913) und gewissen *Viburnum*. Die Samenentwicklung scheint nicht gegen Verwandtschaft der beiden Familien zu sprechen, doch ist für eine Entscheidung dieser Frage eine genauere Untersuchung erforderlich.

Wenn es galt zu entscheiden, von welcher choripetalen Familie oder Familiengruppe sich die Umbellifloren ableiten, kamen sehr verschiedene Meinungen in der

Literatur zum Ausdruck. »According to different views the *Umbelliflorae* are related all the way from the *Santalales* up to the *Rubiales*», sagt Hayata (l. c., sid. 151). Mehrere Forscher haben an *Celastrales* und benachbarte Reihen gedacht, so v. Wettstein. Besonders hat man dabei die Vitaceen im Auge gehabt (Drude 1897, Cammerloher 1910, Hayata 1921). Die Vitaceen haben jedoch einen grossen Nuzellus mit mehreren Lagern von Deckzellen und zwei Integumente (Berlese 1892). Ein näherer Anschluss ist hier nicht zu finden. Dasselbe gilt für andere zugehörige Familien, z. B. *Rhamnaceae*. Die Celastraceen haben zwar reduzierten Nuzellus und nukleares Endosperm, aber zwei Integumente und andere Eistellung (van Tieghem 1901 b, Soltwedel 1881). Die Stackhousiaceen haben dagegen ein Integument, doch grösseren Nuzellus (Billings 1901). Die hierzu gerechneten Familien sind übrigens unvollständig untersucht, und auch ihre systematische Stellung ist in vielen Fällen unklar. Schliesslich hat Hoeffgen (1922) gefunden, dass eine serologische Verwandtschaft zwischen den Umbelliferen und mehreren hierhergehörigen Familien nicht besteht.

Mit *Hamamelidaceae* wurden die Umbellifloren speziell durch Vermittlung der Cornaceen in Zusammenhang gebracht (so Hallier 1912 u. a.) Der sehr grosse Nuzellus und die zwei Integumente der Hamamelidaceen sprechen hiergegen.

Ähnlichkeiten mit *Santalales* wurden gezeigt (siehe Hayata 1921, Seite 151), und vor kurzem hat Hallier (1918, 1922) die Zusammengehörigkeit der Reihe mit diesen betont; besonders finden sich grosse Ähnlichkeiten zwischen Styraceen, Cornaceen und Olacaceen. Styraceen, Celastralen und Umbellifloren sind den Santalalen zuzuzählen, die ihren Ursprung von den Linaceen genommen haben, einer Familie, die ein genetisches Explosionszentrum ist, aus der sich viele verschiedene Familien und Reihen direkt gebildet haben (1922). Hallier erweitert die Familie der Linaceen ganz bedeutend, indem er ihr viele Gattungen zuführt, die früher zu anderen Familien (Saxifragaceen, Celastraceen u. v. a.) gezählt worden waren. Die Mehrzahl Santalalen haben stark umgeänderte Samenanlagen ohne Integument, mit Haustorien, zellularer Endospermbildung usw. Die Samenanlagen einiger Olacaceen und Grubbiaceen haben jedoch ein Integument, und die letzteren sind nach van Tieghem (1901 b) tenuinuzellat und haben auch epitrope, hängende Samenanlagen. Ein näherer Vergleich konnte jedoch hier nicht angestellt werden.

Verwandtschaft mit *Myrtiflorae*, speziell zwischen Araliaceen und Myrtaceen wurde angenommen (Harms 1894), und Kohz (1923) leitet *Umbelliflorae* nach seinen serologischen Untersuchungen von den Myrtaceen ab. Diese haben jedoch einen grossen Nuzellus und zwei Integumente, und v. Wettstein weist alle Verwandtschaft zwischen *Umbelliflorae* und *Myrtiflorae* bestimmt zurück. Kohzs Untersuchung hat zwar serologisch die Zugehörigkeit der *Umbelliflorae* zu dem »*Rosales*-Ast» der Angiospermen gezeigt, doch geht eben die Verwandtschaft mit den Myrtaceen nicht klar aus den Reaktionen hervor (siehe auch Gohlke 1914, S. 64 ff. und 173). Die *Myrtiflorae* gehört nach Kohz zu diesem Ast.

Vielleicht sollte man *Araliaceae—Umbelliferae* stattdessen anderen *Rosales* an-

gliedern, nämlich einer der um die Saxifragaceen stehenden Familien. Die Pittosporaceen zählte VAN TIEGHEM zu den *Umbellales* (1891), zu denen später noch verschiedene andere Familien gerechnet wurden (1901 b). Aus BREHMERS (1916) Untersuchungen geht hervor, dass die Pittosporaceen ein dickes Integument haben und eine EMZ, die in einem Nuzellus liegt, der klein ist; keine Deckzelle war vorhanden, und sterile Zellen lagen neben der EMZ, verschieden an Zahl bei den beiden untersuchten Arten; vier Makrosporen bilden sich, der Nuzellus wird verdrängt, der Embryosack ist gross, schwach kampylotrop, achtkernig; nukleare Endospermbildung, die Eizelle teilt sich wahrscheinlich spät; reichlich Endosperm im Samen. Also grosse Übereinstimmung mit den Umbelliferen. Aber die Abwesenheit speziellerer Übereinstimmungen bewirkt, dass die Verwandtschaft der Familien deshalb keineswegs bewiesen ist. Die Bruniaceen (SAXTON 1910) haben ähnliche Samenentwicklung, der Nuzellus ist jedoch hier zellreicher, und eine Deckzelle scheint von der Archesporzelle abgesondert worden zu sein (siehe l. c., Figur 2). Die epigynen Escalloniaceen, *Hydrangea* und *Philadelphus* haben auch ein Integument, sehr kleinen Nuzellus, und es bilden sich vier Makrosporen (VAN DER ELST 1909, betr. *Philadelphus* auch GÄUMANN 1919). Auch die vermutlich von den Saxifragaceen abgeleiteten Podostemonaceen und Hydrostachyaceen haben einen sehr reduzierten Nuzellus (MAGNUS 1913, PALM 1915). Die letzteren haben zellulare Endospermbildung und sind gänzlich sympetalenartig (PALM). Es ist also recht möglich, dass Araliaceen—Umbelliferen ziemlich nahen Zusammenhang mit gerade dieser Gruppe von Familien haben. Doch haben die Saxifragaceen apotrope Samenanlagen. Aus der Nähe der Saxifragaceen hat sie HALLIER früher (1908, S. 137) durch Vermittlung der Cornaceen hergeleitet, von den *Rosales* kommen sie nach WERNHAM (1912), gleicher Ansicht ist auch WANGERIN (1910). Und die serologische Untersuchung, in der aber noch manches unaufgeklärt ist, deutet auf die Verwandtschaft mit den höheren *Rosales* hin.

Was schliesslich JURICAS Auffassung von der Verwandtschaft der Umbelliferen betrifft, so ist sie in Kürze die, dass *Umbelliflorae* den Sympetalen zugereiht werden müssen, da VAN TIEGHEM gezeigt hat, dass die Pittosporaceen zur Umbelliflorenreihe gehören; nach JURICA sind *Pittosporaceae* »out of place among the *Rosales* and no doubt belong among the *Sympetalae*» - da sie zwei Karpiden, ein Integument und zuweilen eine etwas sympetale Blütenkorolle besitzen (letzteres nach WETTSTEIN). Die Notwendigkeit dieser Überführung der *Umbelliflorae* wird durch folgende, der Samenentwicklung entnommene Charaktere bewiesen: »The single integument, the anatropous ovule, the absence of parietal tissue of the megasporangium, the small nucellus and the complete tetrad of the megaspores of the *Umbelliferae;* all of which are general characters of the *Sympetalae* in contrast with those of the *Archichlamydeae*». Ein Vergleich mit der Samenentwicklung anderer Familien wird nicht gemacht, und sollte den von JURICA aufgezählten Charakteren entscheidende Bedeutung zugeschrieben werden, wäre man gezwungen, zahlreiche andere Familien verschiedener Reihen den Sympetalen zuzureihen.

Zitierte Literatur.

Afzelius, K., 1919. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gloriosa*. Acta Horti Bergiani, 6.

Agardh, J. G., 1858. Theoria systematis plantarum. Lundæ.

Alexnat, W., 1922. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Sympetalen. Botanisches Archiv, 1.

Asplund, E., 1920. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. K. Sv. Vetensk. Akad. Handl., Bd. 61, N:o 3.

Baillon, H., 1880. Histoire des plantes. VII. Paris.

Bartsch, E., 1882. Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen-Früchte. Diss. Breslau.

Beer, R., 1921. Notes on the cytology and genetics of the genus *Fuchsia*. Journ. of Genetics, 11.

Behrens, W. J., 1875. Untersuchungen über den anatomischen Bau des Griffels und der Narbe einiger Pflanzenarten. Diss. Göttingen.

Bentham, G. et Hooker, J. D., 1862—67. Genera Plantarum, I. Londini.

Berlese, A. N., 1892. Studi sulla forma, struttura e sviluppo del seme nelle Ampelidee. Malpighia, 6.

Bessey, C. E., 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. Ann. Missouri bot. Garden 2.

Billings, F. H., 1901. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora, 88.

Blackman, V. H., and Welsford, E. J., 1913. Fertilization in *Lilium*. Ann. Bot., 27.

Bochmann, F., 1901. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte offizineller Samen und Früchte. Diss. Bern.

Boissier. E., 1872. Flora orientalis. II.

Brehmer, G., 1916. Reliquiae Treubianae II. The development of the ovule and embryosac of *Pittosporum ramiflorum* Zoll. and *Pittosporum timorense* Blume. Ann. jard. bot. Buitenzorg, 29.

Briquet, J., 1904. Sur la carpologie et les affinités du genre *Physocaulos nodosus*. Festschrift f. Ascherson.

Burck, W., 1906. Sur des plantes qui, à l'état sauvage, présentent le caractère de races intermédiaires, dans le sens de la théorie de la mutation. Archives néerlandaises, sér. II, 11.

Calestani, V., 1905. Contributo alla sistematica delle ombrellifere d'Europa. Webbia, 1.

Cammerloher, H., 1910. Studien über die Samenanlagen der Umbelliferen und Araliaceen. Österr. Bot. Zeitschr., 60.

Campbell, D. H., 1911. The embryosac of *Pandanus*. Ann. Bot., 25.

Carano, E., 1920. Studio cito-embryologico sul genere »*Erigeron*». Rendic. R. Accad. d. Lincei, Roma. Cl. sc. fis. mat. e nat., 29, 2° sem.

—, 1921. Nuove ricerche sulla embriologia delle *Asteraceae*. Annali di Bot., 15.

Coulter, J. M., 1898. Contribution to the life history of *Ranunculus*. Bot. Gazette, 25.

Coulter, J. M., and Chamberlain, C. J., 1903. Morphology of Angiosperms. New York.

Dahlgren, K. V. O., 1916. Zytologische und embryologische Studien über die Reihen *Primulales* und *Plumbaginales*. K. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 56, N:o 4.

—, 1920. Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung. Zeitschr. f. Bot., 12.

—, 1922. Die Embryologie der Loganiazeengattung *Spigelia*. Svensk bot. Tidskr., 16.

Domin, K., 1908 a. Monographie der Gattung *Didiscus*. Sitzb. d. k. böhm. Ges. d. Wiss.
—, 1908 b, 1909. Morphologische und phylogenetische Studien über die Familie der Umbelliferen, I u. II. Bull. intern. de l'Acad. de sc. de Bohême.
Drude, O., 1886. Schenks Handbuch der Botanik, Bd. III, 2. Breslau.
—, 1897. *Umbelliferae* in Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien. III: 8.
Ducamp, L., 1902. Recherches sur l'embryogénie des Araliacées. Ann. Sc. Nat., sér. VIII Bot., t. 15.
Eichler, A. W., 1878. Blüthendiagramme. II. Leipzig.
v. d. Elst, P., 1909. Bijdrage tot de kennis van de zaadknopontwikkeling der Saxifragaceën. Diss. Utrecht.
Engler, A. u. Gilg, E., 1919. Syllabus der Pflanzenfamilien. 8. Aufl. Berlin.
Ernst, A., 1908. Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. Ber. d. D. bot. Ges., 26 a.
—, 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena.
v. Faber, F. C., 1912. Morphologisch-physiologische Untersuchungen an Blüten von *Coffea*-Arten. Annal. jard. bot. Buitenzorg, 25.
Familler, J., 1896. Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane. Flora, 82.
Farr, C. H., 1916. Cytokinesis of the pollen-mother-cells of certain Dicotyledons. Mem. New York bot. Garden, 6.
—, 1922. The meiotic cytokinesis of *Nelumbo*. Amer. Journ. of Bot., 9.
Frye, T. C., 1902. A morphological study of certain *Asclepiadaceae*. Bot. Gaz., 36.
Funk, G., 1912. Beiträge zur Kenntnis der mechanischen Gewebesysteme in Stengel und Blatt der Umbelliferen. Diss. Giessen.
Gates, R. R. u. Rees, E. M., 1921. A cytological study of pollen development in *Lactuca*. Ann. Bot., 35.
Gäumann, E., 1919. Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Saxifragales. Rec. Trav. bot. Neerl., 16.
Géneau de Lamarlière, M. L., 1893. Recherches morphologiques sur la famille des Ombellifères. Thèse. Paris.
Giger, E., 1913. *Linnaea borealis*, eine monographische Studie. Beih. bot. Centralbl. 20: 2.
Glück, H., 1919. Blatt- und blütenmorphologische Studien. Jena.
Goebel, K., 1884. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenks Handbuch der Botanik, III: 1. Breslau.
—, 1898—1901. Organographie der Pflanzen. Jena.
—, 1913. Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. I, Allgemeine Organographie. Jena.
Gohlke, K., 1914. Die Brauchbarkeit der Serum-Diagnostik für den Nachweis zweifelhafter Verwandtschaftsverhältnisse im Pflanzenreiche. Diss. Königsberg.
Graf, J., 1921. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Populus*. Beih. bot. Centralbl. 38: 1.
Haberlandt, G., 1921 a. Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. z. allg. Bot., 2.
—, 1921 b. Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana*. Sitz.-ber. Akad. d. Wiss., Berlin.
—, 1921 c. Die Entwicklungserregung der Eizellen einiger parthenogenetischen Kompositen. Sitz.-ber. Akad. d. Wiss., Berlin.
—, 1922. Die Vorstufen und Ursachen der Adventivembryonie. Sitz.-ber. Akad. d. Wiss., Berlin.
Håkansson, A., 1921. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Taccaceen. Bot. Notiser.
Hallier, H., 1908. Über *Juliania*, eine Terebinthaceen-Gattung mit Cupula, und die wahren Stammeltern der Kätzchenblütler. Beih. bot. Centralbl., 23: 2.
—, 1912. L'origine et le système phylétique des angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique. Archives Néerlandaises, sér. III B, 1.
—, 1918. Ueber Gärtner'sche und Arten unsicherer Stellung, einige Rubiaceen, Sapotaceen, Cornaceen, und über versunkene Querverbindungen der Tropenländer. Rec. trav. bot. Néerl., 15.
—, 1922. Beiträge zur Kenntnis der *Linaceae* (DC. 1819) Dumort. Beih. bot. Centralbl., 39: 2.
Harms, H., 1894. *Araliaceae* in Engler Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien. III: 8.
—, 1897. *Cornaceae* in Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien. III: 8.
Häuser, R., 1916. Untersuchungen an Makrogametophyten von Piperaceen. Beitr. z. allg. Bot., 1.

Hayata, B., 1921. The natural classification of plants according to the dynamic system. In Icones Plantarum Formosanarum X.

Hegelmaier, F., 1878. Vergleichende Untersuchungen über Entwicklung dikotyledoner Keime mit Berücksichtigung der pseudo-monokotyledonen. Stuttgart.

—, 1885. Untersuchungen über die Morphologie des Dikotyledonen-Endosperms. Nova Acta Leop. Carol. Akad. der Naturf. I.

Herzfeld, Stephanie, 1922. *Ephedra campylopoda* Mey. Morphologie der weiblichen Blüte und Befruchtungsvorgang. Denkschrift d. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl., 98.

Hoar, C. S., 1915. A comparison of the stem anatomy of the cohort *Umbelliflorae*. Ann. Bot., 29.

Hoeffgen, F., 1922. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb des Columniferen-Astes der Dicotylen. Bot. Archiv, 1.

Hofmeister, W., 1858. Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. wiss. Bot., 1.

Holmgren, J., 1919. Zytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. K. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. 59. N:o 7.

Horne, A. S., 1909. The structure and affinities of *Davidia involucrata*. Transact. Linn. Soc., vol. 7 Bot.

—, 1914. A contribution to the study of the evolution of the flower, with the special reference to the *Hamamelidaceae*, *Caprifoliaceae* and *Cornaceae*. Transact. Linn. Soc., vol. 8 Bot.

Huss, H. A., 1906. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden. Beih. bot. Centralbl., 20: 1.

Jacobsson-Stiasny, Emma, 1914. Versuch einer embryologisch-phylogenetischen Bearbeitung der Rosaceen. Sitz.-ber. k. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., 123: I.

—, 1916. Fragen vergleichender Embryologie der Pflanzen. I. Formenreihen mit sechzehnkernigen Embryosäcken. Sitz.-ber. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 125: I.

Jeffrey, E. Ch., u. Torrey, R. E., 1921. Transitional herbaceous dicotyledons. Ann. Bot. 35.

Jochmann, E. G., 1855. De umbelliferarum structura et evolutione nonnulla. Diss. Vratislaviae.

Jönsson, B., 1880. Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. Lunds Univ. Årsskr., 16.

—, 1881. Ytterligare bidrag till kännedomen om Angiospermernas embryosäckutveckling. Bot. Notiser.

Irmscher, E., 1922. Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. Studien zur genetischen Pflanzengeographie. Mitteil. Instit. f. allg. Botanik, Hamburg, 5.

Ishikawa, M., 1918. Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera*. Ann. Bot., 32.

Juel, H. O., 1907. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. Nov. Act. R. Soc. Sci. Upsala. Ser. IV, 1, 9.

—, 1911. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Hippuris vulgaris*. Nov. Act. R. Soc. Sci. Upsala. Ser. IV, 2, 11.

—, 1915. Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. Jahrb. f. wiss. Bot., 59.

—, 1918. Beiträge zur Blütenanatomie und zur Systematik der Rosaceen. K. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 58, N:o 5.

Jurica, H. St., 1922. A morphological study of the *Umbelliferae*. Bot. Gaz., 74.

Kanda, M., 1920. Field and laboratory studies of *Verbena*. Bot. Gaz., 69.

Kayser, G., 1891. Über das Verhältnis der Integumente der Samenanlagen zu der Samendecke der reifen Samen. Ber. pharm. Ges., 1.

—, 1893. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Samen mit besonderer Berücksichtigung des histogenetischen Aufbaues der Samenschalen. Jahrb. f. wiss. Bot., 25.

Knuth, P., 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig.

Kohz, K., 1923. Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb des Rosales-Astes der Dikotylen. Bot. Archiv, 3.

Kratzer, J., 1918. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung. Flora, 110.

Kronfeld, M., 1892. Über Anthokyanblüten von *Daucus carota*. Bot. Centralbl., 49, S. 11—12.

Lagerberg, T., 1909. Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatellina* L. K. Sv. Vet. Akad. Handl., Bd. 44, N:o 4.

Lloyd, F. E., 1899. The comparative embryology of the *Rubiaceae* pt. 1. Mem. Torrey bot. Club., 8.
—, 1902. The comparative embryology of the *Rubiaceae* pt. 2. Mem. Torrey bot. Club, 8.
Longo, B., 1909. La partenocarpia nel *Diospyros virginiana* L. Rendic. R. Accad. dei Lincei, Roma, 18, 2° sem.
Lötscher, P. K., 1905. Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. Flora, 94.
Magnus, W., 1913. Die atypische Embryonalentwicklung der Podostemaceen. Flora, 105.
Martel, E., 1905 a. Note sur l'anatomie de la fleur des Ombellifères. Journ. de Bot., 19.
—, 1905 b. Contribuzione all'anatomia de fiore delle ombrellifere. Memorie d. R. Accad. d. sc. di Torino. Ser. II, t. 55.
Merrel, W. D., 1900. A contribution to the life history of *Silphium*. Bot. Gaz., 29.
Mez, C., 1887. Beiträge zur Kenntnis des Umbelliferen-Embryos. Verh. d. bot. Vereins d. Prov. Brandenburg, 29.
Modilewski, J., 1908. Zur Embryobildung von *Gunnera chilensis*. Ber. d. D. bot. Ges., 26 a.
—, 1909. Zur Embryobildung von *Euphorbia procera*. Ber. d. D. bot. Ges., 27.
—, 1910. Weitere Beiträge zur Embryobildung einiger Euphorbiaceen. Ber. d. D. bot Ges., 28.
—, 1911. Über die anomale Embryosackentwicklung bei *Euphorbia palustris* L. und anderen Euphorbiaceen. Ber. d. D. bot. Ges., 29.
Moeller, J., 1892. Das Pulver der Umbelliferen-Früchte. Pharmazeutische Post. (Nach Referat in Bot. Centralbl. 51).
Morse, W. C., 1907. Contribution to the life history of *Cornus florida*. Ohio Nat., 8.
Murbeck, Sv., 1902. Über Anomalien im Baue des Nuzellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Årsskrift., Bd. 38, Afd. 2, Nr. 2.
—, 1916. Über die Organisation, Biologie und verwandtschaftlichen Beziehungen der Neuradoideen. Lunds Univ. Årsskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 12, Nr. 6.
Nawaschin, S., 1909. Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakerne bei einigen Angiospermen. Österr. bot. Zeitschr., 59.
— u. Finn, V., 1913. Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen. *Juglans regia* und *Juglans nigra*. Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersbourg, t. 31, Nr. 9.
Nestel, A., 1905. Beiträge zur Kenntnis der Stengel- und Blattanatomie der Umbelliferen. Diss. Zürich.
van Noenen, F., 1895. Die Anatomie der Umbelliferenachse in ihrer Beziehung zum System. Diss. Erlangen.
Nyman, C. F., 1878—82. Conspectus florae europaeae. Örebro.
Overton, J. H., 1904. Über Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*. Ber. d. D. bot. Ges., 22.
Palm, B., 1915. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Akad. Abh. Stockholm.
—, 1922 a. The embryosac of *Viltadinia*. Ann. Jard. bot. du Buitenzorg, 32.
—, 1922 b. Zaadvorming en zaadsteriliteit in Deli-tabak. Bull. van het Deli Proefstation, Medan—Sumatra, 16.
— u. Rutgers, A. A. L., 1917. The embryology of *Aucuba japonica*. Rec. trav. bot. néerl., 14.
Payer, J.-B., 1853. Organogenie des familles: Ombellifères. Ann. Sc. Nat., sér. III, Bot., 20.
Péchoutre, F., 1902. Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. Ann. Sc. Nat. sér. VIII Bot., 16.
Penzig, O., 1921. Pflanzen-Teratologie. 2. Aufl.
Peter, J., 1920. Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceen. Cohns Beitr. z. Biolog. d. Pfl., 14.
Petersen, H. E., 1914. Indledende Studier over Polymorphien hos *Anthriscus silvestris* (L.) Hoffm. Diss. Kjøbenhavn.
—, 1921. Nogle Studier over *Pimpinella saxifraga* L. Bot. Tidskr., 37.
Pierpaoli, Irma, 1917. Ricerche anatomiche, istologiche ed embryologiche sulla »*Putoria calabrica*» Pers. Annali di Botanica, 14.
Pigott, Elizabeth M., 1915. Notes on *Nothopanax arboreum*, with some reference to the development of the gametophytes. Transact. a. Proceed. New Zealand Instit., 47.
Renner, O., 1915. Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. Flora, 107.

Renner, O., 1921. Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den Oenotheren. Zeitschr. f. Bot., 13.

Rosenberg, O., 1907. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. Bot. Tidskr., 28.

Sakamura, T., 1920. Experimentelle Studien über die Zell- und Kernteilung mit besonderer Rücksicht auf Form, Grösse und Zahl der Chromosomen. Journ. Coll. of Sc. Imp. Univers. Tokyo, Vol. 39. Art. 11.

Samuels, J. A., 1912. Etudes sur le développement du sac embryonaire et sur la fécondation du *Gunnera macrophylla* Bl. Archiv f. Zellforsch., 8.

Samuelsson, G., 1913. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen. Svensk bot. Tidskr., 7.

Sargant, Ethel, 1904. The evolution of monocotyledons. Bot. Gaz., 37.

Sax, K., 1916. Fertilization in *Fritillaria pudica*. Bull. Torrey bot. Club, 43.

—, 1918. The behavior of the chromosomes in fertilization. Genetics, 3.

Saxton, W. T., 1910. The ovule of the *Bruniaceae*. Transact. roy. Soc. South Africa, 2.

Schmid, E., 1906. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae*. Beih. bot. Centralbl., 20: 1.

Schnarf, K., 1917. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien, 94.

—, 1919. Beobachtungen über die Endospermentwicklung von *Hieracium aurantiacum*. Sitz.-ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I, 128.

—, 1922. Kleine Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermen. III. Zur Samenentwicklung einiger *Viola*-Bastarde. Österr. bot. Zeitschr., 71.

Schumann, K., 1890. Neuen Untersuchungen über den Blütenanschluss.

Schürhoff, P., 1919. Zur Phylogenie des angiospermen Embryosackes. Ber. d. D. bot. Ges., 37.

—, 1921. Die Entwicklungsgeschichte von *Ilex aquifolium*. Ber. d. D. bot. Ges., 39.

Schwarzenbach, F., 1922. Untersuchungen über die Sterilität von *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz unter der Annahme eines hybriden Ursprungs der Art. Flora, 115.

Servettaz, C., 1909. Monographie des Eléagnacées. Beih. bot. Centralbl., 25: 2.

Sharp, L. W., 1921. An introduction to cytology. New-York.

Shattuck, Ch. H., 1905. A morphological study of *Ulmus americana*. Bot. Gaz., 40.

Sieler, T., 1870. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Blüthenstandes und der Blüthe bei den Umbelliferen. Bot. Zeit., 28.

Sinnott, E. W. u. Bailey, S. W., 1914. Investigations on the phylogeny of angiosperms: No. 4. The origin and dispersal of herbaceous angiosperms. Ann. Bot., 28.

— u. —, 1922. The significance of the »foliar rays» in the evolution of herbaceous angiosperms. Ann. Bot., 36.

Small, J., 1919. The origin and development of the *Compositae*. XII, Miscellaneous topics. New Phytol., 18.

Soltwedel, F., 1881. Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen, mit besonderer Berücksichtigung der hierbei stattfindenden Vorgänge der Kernteilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., 15.

Souèges, R., 1910. Recherches sur l'embryogénie des Renonculacées. Bull. Soc. bot. France, 57.

—, 1914. Recherches sur l'embryogénie des Renonculacées. Bull. Soc. bot. France, 61.

—, 1922. Recherches sur l'embryogénie des Solanacées (suite). Bull. Soc. bot. France, 69.

Sperlich, A., 1919. Die Fähigkeit der Linienerhaltung (phyletische Potenz), ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus unregelmässig übergehender Faktor. Sitz. ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I, 128.

Stephens, E. L., 1910. The embryosac and embryo of certain Penaeaceae. Ann. Bot., 23.

Stolt, K. A. H., 1921. Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 61, Nr. 14.

Strasburger, E., 1884. Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena.

—, 1910. Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. wiss. Bot., 47.

Styger, J., 1919. Beiträge zur Anatomie der Umbelliferenfrüchte. Schweiz. Apoth. Zeitg., 57. (Zitiert nach Bot. Abstracts, 3. Entries 1697, 1698).

Suessenguth, K., 1921. Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. Beih. bot. Centralbl. 38: 2.

Svensson, H., 1922. Embryologien hos *Lycopsis arvensis* L. (Vortrag). Sv. bot. Tidskr., 16. S. 137—8.

Täckholm, G., 1915. Beobachtungen über die Samenentwicklung einiger Onagraceen. Sv. bot. Tidskr., 9.

—, 1922. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani, 7.

Tahara, M., 1921. Cytologische Studien an einigen Kompositen. Journ. Coll. of Science. Imp. Univ. Tokyo, vol. 43, Art. 7.

Tanfani, E, 1888. Nota preliminare sul frutto e sul seme delle Apiacee. Nuove giorn. bot. ital., 20.

—, 1891. Morfologia ed istologia del frutto e del seme delle Apiacee. Nuove giorn. bot. ital., 23.

van Tieghem, Ph., 1891. Traité de Botanique. 2e ed. Paris.

—, 1898. Structures de quelques ovules et parti qu'on en peut tirer pour améliorer la classification. Journ. Bot., 12.

—, 1901 a. L'hypostase, sa structure et son rôle constant, sa position et sa forme variable. Bull. Mus. d'Hist. Nat. Paris, 7.

—, 1901 b. L'oeuf des plantes considéré comme base de leur classification. Ann. Sc. Nat., sér. VIII, Bot., t. 14.

—, 1903. Sur l'hypostase. Ann. Sc. Nat., sér. VIII, Bot., t. 17.

Tischler, G., 1912. Über die Entwicklung der Samenanlagen in parthenokarpen Angiospermen-Früchten. Jahrb. f. wiss. Bot., 52.

—, 1921—22. Allgemeine Pflanzenkaryologie. K. Linsbauer: Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd. II. Berlin.

Vandendries, R., 1909. Contribution à l'étude du développement des Crucifères. I., La Cellule, 25.

—, 1912. Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les Crucifères. II. L'archésporium dans le genre *Cardamine*. La Cellule, 28.

Viguier, R., 1906. Recherches anatomiques sur la classification des Araliacées. Ann. Sc. Nat., sér. IX, Bot., 4.

Voda, G., 1912. Anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen einiger pharmakognostisch wichtiger Pflanzen. Diss. Bern.

Wangerin, W., 1906. Die Umgrenzung und Gliederung der Familie der *Cornaceae*.. Englers bot. Jahrb., 38. Beibl. 86.

—, 1910. *Cornaceae*. Das Pflanzenreich, herausgegeben von A. Engler, 4: 229 (41. Heft).

Warming, E., 1913. Observations sur la valeur systématique de l'ovule. Mindeskrift for Japetus Steenstrup. København.

Weniger, Wanda, 1917. Development of embryo sac and embryo in *Euphorbia Preslii* and *E. splendens*. Bot. Gaz., 63.

Werner, Elisabeth, 1915. Zur Ökologie atypischer Samenanlagen. Beih. bot. Centralbl., 32: 1.

Wernham, H. F., 1912. Floral Evolution: with particular reference to the sympetalous dicotyledons. New Phytologist, 11.

v. Wettstein, R., 1911. Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig u. Wien.

Winge, Ø., 1917. Studier over Planterigets Chromosomtal og Chromosomernas Betydning. Diss. København.

van Wisselingh, C., 1918. Bijdragen tot de kennis van de zaadhuit. Tweede bijdrage. Pharm. Weekbl. voor Nederland, 55 (Zit. nach J. P. van der Marel: La perméabilité sélective du tégument seminal. S. 266. Rec. trav. bot. néerl., 16, 1919.).

Wolf, H., 1910. *Umbelliferae—Apioideae—Bupleurum, Trinia* et reliquae *Ammineae heteroclitae*. Das Pflanzenreich, herausgegeben von A. Engler. 4: 228 (43. Heft).

—, 1913. *Umbelliferae—Saniculoideae*. Das Pflanzenreich, herausgegeben von A. Engler. 4: 228 (61. Heft).

Inhalt.

Seite

Einleitung 3

Die Entwicklung der Staubblätter 7

Samenentwicklung 9

Hydrocotyleae—Hydrocotylinae 9
Mulineae—Bowlesiinae 20
Saniculeae 24
Scandicineae—Scandicinae 30
Scandicineae—Caucalinae 41
Coriandreae 43
Smyrnieae 46
Ammineae—Carinae 49
Ammineae—Seselinae 63
Peucedaneae—Angelicinae 73
Peucedaneae—Ferulinae 77
Peucedaneae—Tordyliinae 81
Laserpitieae—Silerinae 82
Laserpitieae—Elaeoselinae 82
Laserpitieae—Thapsiinae 82
Dauceae 84
Anhang 84

Allgemeiner Teil 86

Zusammenfassung der Samenentwicklung 86
Die Verwandtschaftsverhältnisse der untersuchten Umbelliferengattungen 99
Die systematische Stellung der Umbelliferen 105

Zitierte Literatur 113

Tafelerklärung 120

Verzeichnis der untersuchten Gattungen.

Actinotus 84
Aegopodium 60
Aethusa 67
Ammi 53
Anethum 63
Angelica 73
Anthriscus 34
Apium 53
Archangelica 74
Astrantia 24
Athamanta 71
Bifora 45
Bowlesia 85
Bupleurum 49
Capnophyllum 77
Carum 55
Chaerophyllum 30
Cicuta 52
Conium 48
Coriandrum 43
Cryptotaenia 53
Daucus 84
Didiscus 15
Drusa 20
Elaeoselinum 82
Eryngium 28
Ferula 78
Ferulago 78
Foeniculum 66
Heracleum 81
Hydrocotyle 9
Lagoecia 85
Laserpitium 82
Levisticum 74
Lophosciadium 78
Melanoselinum 84
Meum 72
Molopospermum 38
Myrrhis 36
Oenanthe 69
Opopanax 78
Orlaya 42
Pastinaca 80
Petroselinum 52
Peucedanum 79
Physocaulis 36
Physospermum 47
Pimpinella 60
Portenschlagia 71
Sanicula 29
Scandix 37
Seseli 67
Silaus 72
Siler 82
Sium 61
Smyrnium 46
Torilis 41
Xanthosia 84
Zozimia 81

Tafelerklärung.

a Torilis nodosa. Oberteil von älterem Samen. Embryo mit langen Keimblättern und Plumula, Endosperm gefüllt mit Reservestoffen. × 80.

b Ammi majus. Merikarp. Vom Integument (ausser auf der Rapheseite) ist nur die äusserste Schicht übrig. Palissadenzellen des Endokarps sichtbar. Degenerationsendosperm, und am oberen Ende Adventivembryo. × 125.

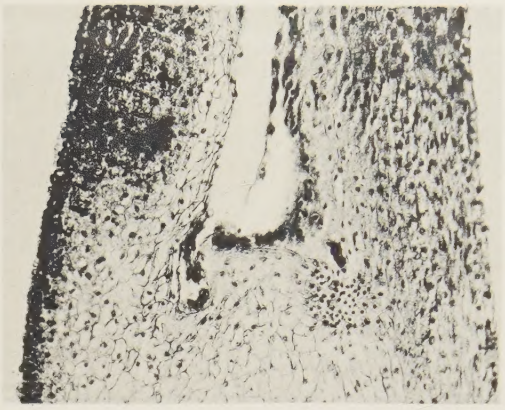
c Carum carvi. Teil einer Samenanlage. Das Endosperm wächst in einer Falte auf der Dorsalseite der Samenanlage unterhalb der Chalaza. In dieser ist die Hypostase sichtbar, ausserdem zwei noch persistierende Antipoden. × 130.

d Carum carvi. Der Endosperm wächst in die zentrale Vakuole hinein und füllt sie an. Auf der Rapheseite ist Endosperm reichlicher vorhanden. × 130.

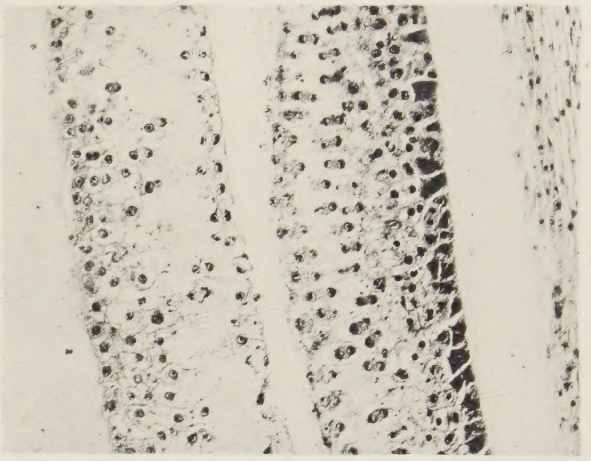
e Pimpinella saxifraga. Merikarp. Das Endosperm wächst in die zentrale Vakuole hinein. Die Chalaza liegt mitten auf der Rapheseite der Samenanlage. Daselbst eine Sammlung plasmareicher Endospermzellen. Der Gefässstrang ist sichtbar. × 100.

(*O. Mattsson, foto.*).

a



c



d

b

e

A.-B. Malmö Ljustrycksanstalt